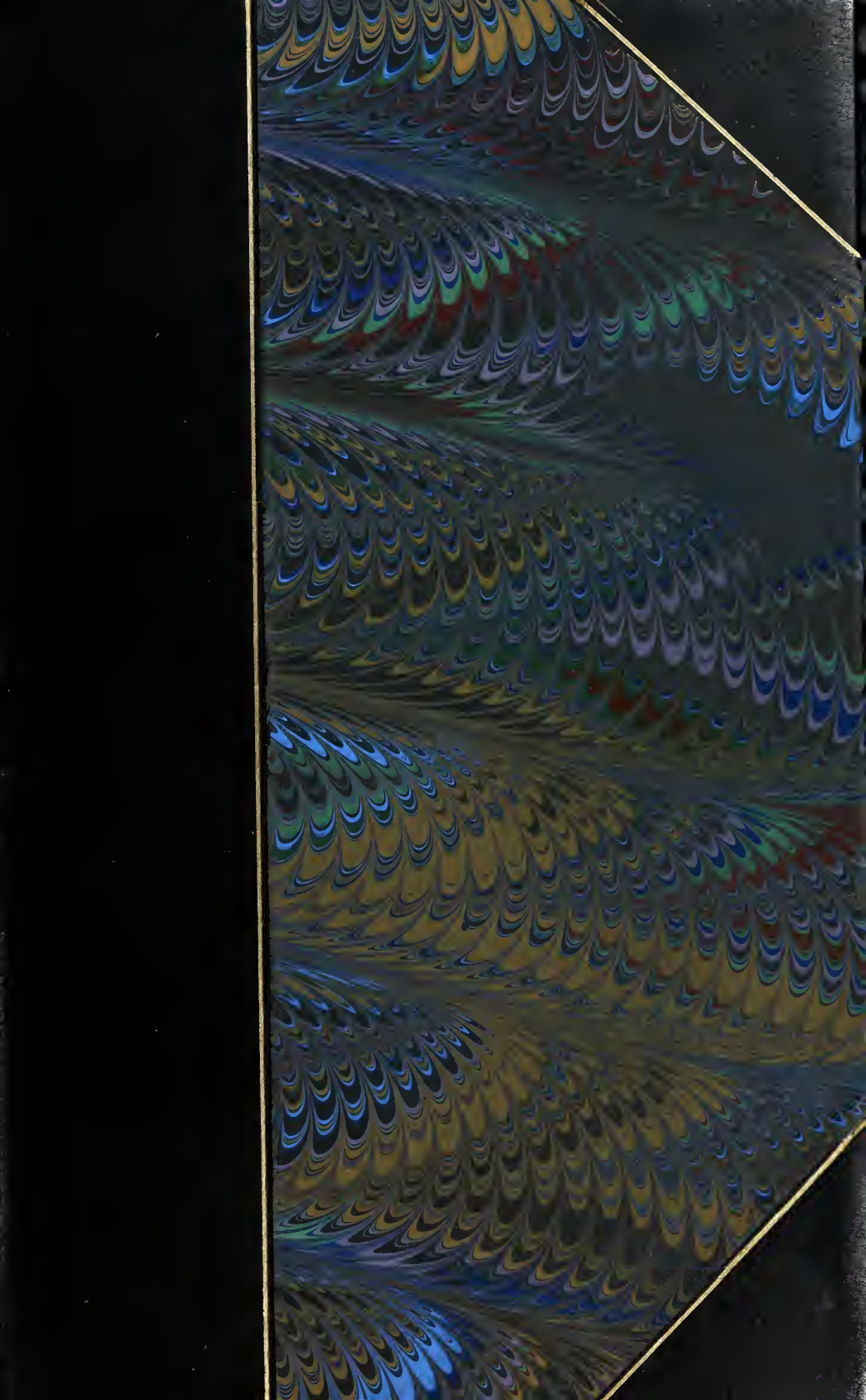


TRAITÉ
D'EMBRYOLOGIE
ET
D'ORGANOGÉNIE
COMPARÉES

PUBLICATIONS DU TRADUCTEUR

Sur les caracteres anatomiques des Chiroptères du genre *Cynonycteris* (*Comptes rendus de l'Académie des sciences*, XC, 1880, p. 1369).

Sur la morphologie des enveloppes fœtales des Chiroptères (*Comptes rendus de l'Académie des sciences*, XCII, 1881, p. 1354).

Sur l'époque de l'accouplement des Chauves-Souris (*Bulletin de la Société Philomathique*, 7e série, IV, p. 88).

Sur les enveloppes fœtales des Chiroptères du groupe des Molossiens (*Bulletin de la Société Philomathique*, 7e série, IV, p. 142).

Recherches anatomiques sur les Mammifères de l'ordre des Chiroptères (*Annales des Sciences naturelles*, 6e série, XII, art. 2).

Description de deux Chiroptères nouveaux de la collection du Muséum (*Annales des Sciences naturelles*, 6e série, XIII, art. 2).

Observations sur quelques Annélides de l'étang de Thau (*Bulletin de la Société Philomathique*) (Sous presse).

CORBEIL. — TYP. ET STÉR. CRÉTÉ.

TRAITÉ
D'EMBRYOLOGIE
ET
D'ORGANOGÉNIE
COMPARÉES

PAR

Francis M. BALFOUR

PROFESSEUR DE MORPHOLOGIE ANIMALE A L'UNIVERSITÉ DE CAMBRIDGE,
MEMBRE DE LA SOCIÉTÉ ROYALE DE LONDRES

TRADUIT AVEC L'AUTORISATION DE L'AUTEUR ET ANNOTÉ

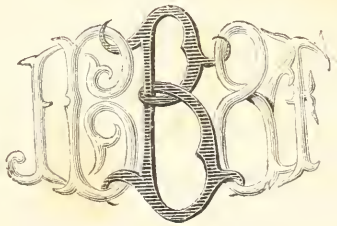
Par H. A. ROBIN

Docteur ès sciences,
Préparateur du cours de zoologie, anatomie et physiologie comparées
à la Faculté des sciences de Paris

TOME PREMIER

HISTOIRE DE L'ŒUF — EMBRYOLOGIE DES INVERTÉBRÉS

Avec 296 figures intercalées dans le texte.



PARIS
LIBRAIRIE J.-B. BAILLIÈRE ET FILS
19, rue Hautefeuille, près du boulevard Saint-Germain

1883

LIBRARY MASS.

F.-M. BALFOUR

SA VIE ET SES TRAVAUX

Francis Maitland BALFOUR, né le 10 novembre 1851 d'une des premières familles de l'aristocratie écossaise, montra de bonne heure le goût des sciences naturelles. Pendant son séjour à l'école de Harrow, de 1865 à 1870, où, dans l'ensemble de ses études, rien ne faisait pressentir ce qu'il devait être bientôt, il consacrait toutes les heures dont il disposait à s'initier, sous la direction de G. Griffith, à la pratique des sciences biologiques, dans laquelle il eut, nous dit son premier maître, quelque difficulté à surmonter une certaine inhabileté naturelle. Ses vacances étaient occupées par l'étude de la géologie du comté que sa famille habitait. Aussi, entré à l'université de Cambridge à la fin de 1870, il ne tarda pas à se faire remarquer de ses maîtres, Marlborough Pryor et Michael Foster. Ce dernier, qui réunissait alors en un volume les conférences d'embryologie professées par lui à Londres et à Cambridge, prit pour collaborateur son élève, et l'engageant à abandonner momentanément la préparation des grades pour se livrer à des recherches originales, le chargea de reprendre l'étude de certains points douteux. Telle est l'origine des premiers travaux embryologiques de Balfour, dont les résultats furent publiés en 1873 dans le *Quarterly Journal of microscopical Science*, ou, en grande partie, sont épars dans l'ouvrage commun de Foster et Balfour sur l'embryologie du Poulet, qui obtint un si légitime succès et fut bientôt traduit en français et en allemand.

Après avoir pris le grade de bachelier-ès-arts pour les sciences naturelles, Balfour partit, au commencement de 1873, pour Naples, où l'université de Cambridge venait de louer deux tables à la station zoologique récemment fondée par Dohrn. C'est là qu'il commença les observations sur le développement des Élasmobranches qu'il allait continuer pendant les années suivantes, soit à Naples, soit à Bristol, et qui devaient lui fournir tant de beaux résultats et le conduire à la célébrité. Ses recherches et des voyages scientifiques en Grèce et dans l'Amérique du Sud n'absorbaient cependant pas tout son temps. Élu, dès 1874, « fellow » de Trinity College, il commença, en 1875, à faire des conférences bénévoles d'embryologie et d'anatomie comparée qui réunirent bientôt autour de lui de nombreux élèves dont plusieurs devinrent ses collaborateurs. Soit seul, soit avec leur aide, il menait de front l'étude de diverses questions d'embryologie des Vertébrés ou des Arachnides, la continuation de ses recherches sur le développement des Élasmobranches et des travaux d'anatomie comparée dont une monographie du *Peripatus*, et *Amphioxus* des Articulés, qui est malheureusement restée inachevée. Ces travaux ne suffisaient pas à son activité, et il y joignait la rédaction du *Traité d'Embryologie comparée*, qui restera l'un des monuments de la science de la fin de notre siècle.

La réputation de Balfour était devenue européenne, et ses travaux forçaient l'admiration ; aussi des honneurs réservés d'ordinaire à de plus âgés s'accumulaient sur sa tête. En 1878, il était devenu membre de la Société royale de Londres qui, en 1881, le fit entrer dans son conseil et lui décerna une médaille royale. Il avait été, en 1880, vice-président de la section d'anatomie et de physiologie de l'Association britannique pour l'avancement des sciences, devant laquelle il prononça, au congrès de Swansea, un discours sur les secours réciproques que se prêtent l'embryologie et la phylogénie et sur l'évolution du système nerveux ; l'année suivante, il était l'un des deux secrétaires-généraux au congrès d'York. En 1881, il était appelé à la présidence de la Société philosophique de Cambridge, à la vice-présidence de la Société royale microscopique, et l'université de Glascow lui conférait le titre de docteur honoraire. Il continuait cependant à n'occuper à

l'université de Cambridge que la situation secondaire de « lecturer », malgré les brillantes propositions que lui faisaient d'autres universités (il avait refusé de remplacer Rolleston à Oxford et sir Wyville Thomson à Édimbourg). Ce n'est que deux mois avant sa mort, en mai dernier, que fut créée pour lui, à Cambridge, une chaire de morphologie animale qu'il n'a jamais occupée en fait, car au printemps dernier, au retour d'un voyage à Messine où il était allé travailler avec son ami le professeur Kleinenberg, il fut atteint par la fièvre typhoïde, contractée à Naples au chevet d'un de ses élèves, et il n'était que convalescent lorsqu'il vit ses vœux comblés par son élévation au professorat dans l'université qu'il ne voulait pas quitter.

A peine entièrement remis, il partait, au commencement de juillet, pour faire en Suisse, où il avait l'habitude de consacrer à des expéditions alpestres le temps qu'il arrachait à ses travaux, le voyage qui devait lui coûter la vie. On ne connaît que peu de détails sur sa mort; après avoir franchi le col du Géant, il résolut de tenter l'ascension de l'Aiguille-Blanche de Peuteret, l'un des contre-forts du Mont-Blanc. L'ascension était neuve et difficile, et son compagnon de voyage, M. Cunningham, et le guide de celui-ci qui, pourtant, avait déjà tenté la même expédition et qui put fournir à Balfour quelques indications sur la voie la plus probablement accessible, refusèrent de l'accompagner. Il partit de Courmayeur le 18 juillet seul avec son guide, après avoir envoyé par des porteurs des provisions à l'endroit où ils devaient passer la nuit sur des rochers. On prévoyait qu'ils pourraient être absents deux nuits et rentrer à Courmayeur le 20. Comme ils ne reparaissaient pas, on supposa qu'ils avaient pu redescendre de l'autre côté de la montagne et gagner Chamounix, ou bien qu'ils étaient allés chercher des provisions aux chalets de Visaille. C'est seulement le 21 que, l'anxiété augmentant, les compagnons de voyage de Balfour, après s'être assurés qu'on n'avait aucune nouvelle de l'expédition dans ces deux localités, envoyèrent des guides à sa recherche. Le 22 juillet, au matin, en atteignant les rochers qui séparent le glacier du Brouillard du glacier de Fresney, on retrouva au pied de l'arête neigeuse qui relie la montagne au massif du Mont-Blanc proprement dit les corps de Balfour et de

son guide Johann Petrus, en partie couverts de neige. La petite quantité de neige fraîche présente en cet endroit ne permet pas de supposer qu'ils aient été entraînés par une avalanche; il est plus probable que l'un d'eux a glissé et a entraîné son compagnon trop faible pour le retenir. Les provisions restées intactes indiquent que la catastrophe a dû avoir lieu le 19 juillet.

La plupart des travaux de Balfour ont eu pour objet l'embryologie des Vertébrés, et nul depuis Von Baer et Bischoff n'a fait faire plus de progrès à cette branche de nos connaissances. La monographie du développement des Élasmobranches, où il a suivi l'évolution depuis l'apparition de l'œuf dans l'ovaire de la mère jusqu'à la constitution de la plupart des organes, est, sous ce rapport, son œuvre capitale. Dans cet ouvrage, et dans une série de mémoires portant sur divers points de l'embryologie des Poissons, des Reptiles, des Oiseaux et des Mammifères, il a réuni des observations innombrables dont plusieurs sont des découvertes de premier ordre, et qui toutes, par la précision de la méthode et la sûreté de l'interprétation, ont contribué à fixer la science sur quelque point.

Vouloir passer en revue les observations importantes que nous lui devons, ce serait résumer tous ses travaux, tâche trop longue et que nous ne pouvons entreprendre ici, inutile d'ailleurs, puisque lui-même a pris le soin de le faire dans son *Traité d'Embryologie comparée*. Nous voulons seulement rappeler quelques-uns des points les plus importants de son œuvre, points sur lesquels il a le plus fait avancer nos connaissances, et où son influence paraît devoir être la plus grande sur les progrès futurs ou la direction de la science embryologique.

La question de la structure et de la signification de la ligne primitive des Vertébrés supérieurs attira de bonne heure son attention et fit l'objet d'une de ses premières publications, à l'époque où il préparait avec Foster l'*Embryologie du Poulet*. Alors (1873), on admettait encore généralement, malgré les observations contraires mais peu connues de Dursy, que la ligne et la gouttière primitives n'étaient rien autre chose que les premières indications de la plaque et du sillon médullaires. Balfour, par l'observation

précise d'une série de blastodermes tant sur des vues superficielles que sur des coupes, prouva d'une manière victorieuse l'erreur de cette opinion, et montra que la plaque médullaire se développe toujours après la ligne primitive et en avant d'elle ; que généralement même elle n'est pas dans son prolongement direct, mais asymétrique par rapport à elle.

La ligne primitive cependant, par sa constance, par la précocité de son apparition, est incontestablement une formation d'une haute valeur morphologique ; mais quelle est sa signification? Possède-t-elle un rôle fonctionnel important, ou bien n'est-elle pas plutôt un organe rudimentaire, dernière trace d'un organe ancestral qui aurait plus ou moins complètement perdu sa fonction. Balfour, tout en penchant pour la seconde hypothèse à cause de la disparition rapide de la ligne primitive, ne put pas d'abord résoudre ce problème. Kölliker, au contraire, ayant constaté que sur les coupes la ligne primitive est caractérisée par la non-différenciation des feuillets externe et moyen et la prolifération active des éléments, en conclut que c'est le lieu de formation du mésoblaste qui dériverait de l'épiblaste et se formerait exclusivement en ce point. Conclusion légitime en apparence, au moins en partie, mais en contradiction avec les observations de Balfour et d'autres observateurs qui, sur plusieurs points situés en dehors de la ligne primitive, avaient vu des éléments hypoblastiques ou même des éléments vitellins non différenciés pénétrer dans le mésoblaste; en contradiction surtout avec l'origine hypoblastique du mésoblaste, positivement démontrée pour les Vertébrés inférieurs.

Les observations de Balfour sur les Élasmobranches l'amenèrent à une interprétation toute différente des faits mis en lumière par l'embryologiste allemand, interprétation qu'il confirma plus tard par des investigations spécialement dirigées à cet effet sur les embryons des Reptiles et des Oiseaux. Il démontra que la ligne primitive n'est autre chose que le représentant du blastopore des Vertébrés inférieurs, et que la formation d'éléments mésoblastiques en ce point correspond à la formation des mêmes éléments aux lèvres du blastopore, c'est-à-dire au point de contact entre l'épiblaste et l'hypoblaste, et n'exclut pas la formation

par l'hypoblaste d'éléments mésoblastiques qui constituent, en réalité, toute la portion périphérique et antérieure du feuillet moyen.

En effet, l'existence même de la ligne primitive caractérise les Vertébrés allantoïdiens chez lesquels l'embryon se forme dans la région centrale du blastoderme, au bord postérieur duquel il est plus ou moins complètement relié par cette formation ; elle ne saurait exister chez les Ichthyopsidiens, où l'extrémité postérieure de l'embryon est marginale. Dans ce cas, il existe toujours à l'extrémité postérieure de l'embryon un blastopore (anus de Rusconi), c'est-à-dire l'orifice d'une invagination plus ou moins effective qui a donné naissance à un intestin primitif dont la paroi supérieure au moins est constituée par l'hypoblaste bien différencié. En ce point également, vient se terminer en arrière la gouttière médullaire qui, après qu'elle s'est transformée en un tube et que le blastopore est lui-même fermé, reste quelque temps en communication avec l'intestin primitif par un canal neurentérique. Chez les Cyclostomes, les Amphibiens et les Ganoïdes, le mésoblaste se constitue sur les côtés et dans l'épaisseur des lèvres du blastopore, au point même où l'hypoblaste se continue avec l'épiblaste, où il n'est pas possible de différencier ces deux feuillets. Cette structure se rattache elle-même à celle des Élasmobranches où les éléments invaginés qui forment la paroi dorsale de l'intestin primitif sont d'abord indifférents et se séparent plus tard en mésoblaste et hypoblaste. Le blastopore et la ligne primitive présentent par conséquent la même position à l'extrémité postérieure du sillon médullaire, la même structure, puisque dans les lèvres de l'un comme sur la coupe de l'autre, les feuillets embryonnaires ne sont pas différenciés (l'hypoblaste lui-même est moins différencié des autres feuillets que partout ailleurs) ; enfin, le canal neurentérique, reste du blastopore, existe à l'extrémité antérieure de la ligne primitive chez les Oiseaux, où sa présence a été démontrée par Gasser, et chez les Reptiles, où il a été retrouvé par Balfour. Ce sont là de fortes présomptions en faveur de l'identité du blastopore et de la ligne primitive qui ne serait qu'un blastopore à lèvres soudées. Mais l'évolution des Élasmobranches fournit une preuve directe de cette identité, et permet de suivre réellement la formation d'une ligne primitive secondaire aux dépens du blastopore. L'orifice de l'in-

testin primitif, à l'origine, est limité seulement à sa partie dorsale par une lèvre constituée par le blastoderme, lèvre qui présente sur les côtés la continuité ordinaire entre les feuillets ; à sa partie ventrale, il est limité par le vitellus nutritif non segmenté et non encore recouvert par le blastoderme. En réalité, cet orifice n'est qu'une partie du blastopore, toute la portion extra-blastodermique du vitellus en faisant également partie. Or le blastopore se ferme par un rapprochement des bords du blastoderme qui part de l'extrémité de la gouttière médullaire, où se forme le canal neurentérique pour se diriger vers la face ventrale. L'embryon se trouve ainsi reporté vers le centre du blastoderme, au bord duquel il est relié par la ligne de coalescence des bords du blastoderme qui ne diffère alors en rien de la ligne primitive des Vertébrés supérieurs.

Si la ligne primitive représente un blastopore avec les lèvres soudées, il est naturel que les feuillets y soient confondus comme dans ces lèvres, et qu'on y trouve un foyer de production d'éléments mésoblastiques, sans que pour cela on puisse attribuer à ces éléments une origine épiblastique plutôt qu'hypoblastique. Il est, au contraire, naturel d'admettre, puisque partout ailleurs le mésoblaste dérive ou de l'hypoblaste ou d'éléments encore indifférents en apparence, que là aussi ces éléments proviennent d'éléments non différenciés, mais plutôt hypoblastiques qu'épiblastiques.

Ces faits enlèvent déjà beaucoup de leur importance aux différences que l'on a cru constater dans l'origine de la corde dorsale qui, d'après certains auteurs, dériverait du mésoblaste chez les Oiseaux, tandis qu'elle est incontestablement hypoblastique chez les autres types où son développement a été suivi. Mais là encore, Balfour, avec la collaboration d'un de ses élèves, Deighton, a montré qu'il y a seulement formation de l'organe avant la différenciation complète du feuillet qui lui donne naissance. Dans toute la partie antérieure à la ligne primitive, en effet, partie où apparaît la corde dorsale, le mésoblaste se forme antérieurement aux dépens de l'hypoblaste, mais la corde dorsale déjà constituée alors reste en continuité de substance avec l'un et l'autre feuillets.

Que l'on se reporte à ce qu'était, il y a dix ans, l'état de la science, aux opinions si nombreuses et si diverses émises plus récemment encore, et on verra combien, au point de vue de la théorie des feuillets, cette compréhension des premiers phénomènes de différenciation dont le blastoderme est le siège, est un progrès considérable. L'histoire spéciale du développement des organes ne doit pas à Balfour des observations d'une moindre importance. Pour les uns, tels que l'appareil uro-génital, le système nerveux périphérique, le système des muscles de la tête dont la première évolution était absolument inconnue avant lui ou reposait sur des données inexactes, il a par de brillantes découvertes ouvert une voie nouvelle, où depuis il a été suivi par de nombreux observateurs qui ont rendu ses travaux classiques. Pour les autres, comme l'ovaire et bien d'autres organes, il a repris les observations de ses prédécesseurs, a redressé les interprétations, concilié souvent des observations qui semblaient contradictoires, et contribué ainsi à fixer la science.

Ses recherches sur le développement du rein sont peut-être, de tous ses travaux, le plus connu, sinon le plus important, et ont surtout contribué à rendre son nom populaire. La grande découverte de la constitution primitive de l'appareil excréteur par une série de canaux, au nombre d'une paire dans chaque segment du corps, communiquant par un entonnoir cilié avec la cavité générale, et débouchant d'autre part dans un canal longitudinal commun qui se rend directement du premier d'entre eux au cloaque, ne lui appartient cependant pas exclusivement. Par une coïncidence dont l'histoire de la science fournit plus d'un exemple, le professeur Semper de Wurzbourg publiait simultanément un mémoire sur le même sujet, et arrivait à des résultats identiques d'une manière générale. L'un et l'autre étaient amenés à reconnaître dans ces tubes disposés par segments les homologues des organes segmentaires des Annélides, homologie d'une portée considérable soit au point de vue de la parenté possible des Vertébrés et des Vers, soit au point de vue d'un autre ordre des caractères généraux des organes d'excrétion. Semper en a conclu à l'origine annélidienne des Vertébrés, et chacun connaît les discussions auxquelles cette hypothèse a donné lieu entre lui et Dohrn d'une

part, Hæckel et ses disciples de l'autre. Balfour ne suit pas son émule dans cette direction et admet seulement que les Vertébrés et les Vers annelés dérivent d'un ancêtre non segmenté commun.

Dans le même mémoire, sur lequel l'importance des faits nouveaux annoncés et les nombreux travaux auxquels il a donné lieu plus tard, soit de la part de Balfour lui-même ou de son élève et collaborateur Adam Sedgwick, soit d'autres auteurs, nous forcent à nous arrêter ; Balfour établit d'une manière complète le mode de différenciation aux dépens du système constitué par les organes segmentaires et leur canal commun des différentes parties de l'appareil excréteur définitif, corps de Wolff et rein permanent et des canaux évacuateurs de l'appareil génital. Il montre que les trois organes qui successivement ou simultanément peuvent être le siège de la fonction excrétoire chez les Vertébrés, le pronéphros, le corps de Wolff et le rein permanent existent chez les Élasmobranches ; le premier est cependant rudimentaire et représenté seulement par l'orifice antérieur longtemps unique du canal segmentaire. Le canal, segmentaire unique de chaque côté, se divise dans le sens longitudinal en deux canaux dont l'un, qui reçoit tous les tubes segmentaires et se termine en avant par une extrémité aveugle, est le canal de Wolff ; tandis que l'autre, qui en avant reste en continuité avec l'orifice pronéphridien et qui ne se développe complètement que chez la femelle, est le canal de Müller, c'est-à-dire l'oviducte. Les tubes segmentaires se pelotonnent, se ramifient et développent des glomérules de Malpighi, enfin prennent les caractères du corps de Wolff définitif. Chez le mâle, quelques-uns des plus antérieurs émettent des prolongements qui restent en rapport avec le testicule et constituent le *rete testis* conduisant le fluide séminal dans le canal de Wolff qui devient ainsi un spermiducte, rôle qu'il garde seul chez les Vertébrés supérieurs où le corps de Wolff s'atrophie de bonne heure. Enfin les derniers tubes segmentaires s'isolent et se réunissent sur un canal spécial distinct du canal de Wolff qui est un véritable uretère, et constituent ainsi l'homologue du rein permanent des Allantoïdiens. Tous ces faits aujourd'hui classiques ont été étendus au groupe des Craniotes tout entier. Le pronéphros qui avait été

souvent observé, mais que l'on avait cru être le commencement du corps de Wolff, s'est montré bien constitué et pourvu d'un glomérule vasculaire spécial chez les Cyclostomes, les Ganoïdes, les Téléostéens, les Amphibiens, et les Oiseaux où Balfour et Sedgwick l'ont décrit. On avait été jusqu'à admettre qu'il persistait pendant toute la vie chez les Téléostéens et les Ganoïdes, mais Balfour dans l'un de ses derniers travaux a montré qu'il n'en était rien, et que le corps qui en occupe la place n'est qu'un organe lymphatique.

L'histoire du développement du système nerveux périphérique doit à Balfour des découvertes non moins neuves et d'une portée générale plus grande encore. Avant la publication de sa monographie du développement des Élasmobranches, on ne savait absolument rien sur l'origine du système nerveux périphérique, et c'était surtout sur des considérations théoriques que s'appuyaient les partisans de la formation centrifuge des nerfs comme prolongement du système nerveux central, ou ceux plus nombreux qui admettaient leur organisation *in situ* aux dépens du mésoblaste.

Balfour constata que tous les nerfs rachidiens ne possèdent d'abord qu'une racine postérieure et naissent d'un bourrelet longitudinal de la moelle comme des bourgeons qui se renflent pour former les ganglions postérieurs, puis se prolongent et se ramifient en pénétrant dans les masses mésoblastiques où ils doivent se distribuer. Le bourrelet qui leur a donné naissance s'isole et forme une commissure longitudinale qui réunit tous les nerfs rachidiens d'un même côté et, comme nous allons le voir, les derniers nerfs crâniens. La racine antérieure se forme tardivement, également comme un prolongement de la corne antérieure de la moelle et vient se souder au nerf déjà constitué. Les ganglions du grand sympathique eux-mêmes se développent sur le parcours des nerfs rachidiens, de sorte que le système nerveux tout entier dérive du feuillet externe.

Les racines postérieure et antérieure d'un même nerf ne sont pas situées dans le même plan vertical, mais elles alternent entre elles. Ce fait, mis à côté des observations de Stieda qui avait annoncé que chez l'*Amphioxus* les nerfs d'un même côté naîtraient

alternativement de la corne supérieure et de la corne inférieure de l'axe nerveux, de sorte que deux nerfs successifs de l'*Amphioxus* représenteraient un seul nerf des Vertébrés Craniotes, amena Balfour à faire lui-même des recherches sur l'*Amphioxus*. Il démontra que l'hypothèse de Stieda repose sur des données inexactes, et que chaque segment du corps ne reçoit qu'un seul nerf qui naît toujours de la corne postérieure de la moelle. Les nerfs de l'*Amphioxus* adulte comme les nerfs des Élasmobranches à leur origine sont donc dépourvus de racine antérieure, et il est probable que cette racine n'existait pas chez les Vertébrés primitifs où la racine postérieure était à la fois sensitive et motrice.

Une autre preuve de cette opinion, c'est que les nerfs crâniens qui, à l'exception des deux premières paires, se développent exactement comme les nerfs rachidiens, sur un prolongement du même bourrelet de l'axe nerveux, ne possèdent jamais de racines antérieures. Balfour en conclut même que la tête s'est différenciée du tronc à une époque où les racines antérieures n'existaient pas encore.

Balfour a constaté dans la tête du jeune embryon l'existence de formations qu'il a appelées cavités céphaliques et qui correspondent aux protovertèbres ou somites mésoblastiques du tronc, et comme eux, ont pour rôle de former les muscles. A chacune de ces cavités correspond une paire nerveuse et aussi un arc viscéral, de sorte qu'il n'est pas permis de douter qu'elles indiquent une segmentation absolument homologue à celle du corps. Cette découverte fournit par conséquent au problème si important et si souvent discuté depuis Goëthe et Oken de la segmentation de la région céphalique, une nouvelle base plus sûre que celle de la théorie vertébrale presque abandonnée aujourd'hui après les travaux de Parker, d'Huxley et de Gegenbaur. Balfour en s'appuyant sur la triple donnée fournie par les cavités céphaliques, les nerfs crâniens et les arcs viscéraux, arrive à reconnaître dans la tête des Elasmobranches un (peut-être plusieurs) segment préoral et 7 segments post-oraux dont il résume la constitution dans le tableau suivant.

SEGMENTS.	NERFS.	ARCS VISCÉRAUX.	CAVITÉS CÉPHALIQUES.
1. Préoral.	3e, 4e et 6e (?) nerfs (représente peut-être plus d'un segment).	(?).	1re cavité céphalique.
2. Post-oral.	Trijumeau.	Mandibulaire.	2e »
3. »	Facial et acoustique.	Hyoïde.	3e »
4. »	Glosso-pharyngien.	1er arc branchial.	4e »
5. »	1re branche du vague.	2e »	5e »
6. »	2e »	3e »	6e »
7. »	3e »	4e »	7e »
8. »	4e »	5e »	8e »

A côté de ces questions dans lesquelles Balfour a en quelque sorte ouvert la voie, il a repris l'observation d'un très grand nombre de faits déjà acquis à la science qu'il a contribué à préciser ou auxquels il a apporté une interprétation nouvelle et plus en harmonie avec les faits corrélatifs. Telle est par exemple une série de recherches sur le développement de l'ovaire et de l'œuf ovarien chez les Élasmobranches et les Mammifères dans laquelle, tout en confirmant d'une manière générale les observations de Waldeyer, etc., il montre que dans l'ovaire en voie de développement, ce n'est pas l'épithélium germinatif qui s'enfonce dans le stroma sous-jacent, mais celui-ci qui envoie dans l'épithélium germinatif des prolongements vasculaires par lesquels il est divisé en îlots de plus en plus petits dont quelques-uns de forme particulière sont les tubes de Pflüger auxquels on attribue une importance trop considérable. Il précise en même temps les conditions de la transformation des ovules primitifs en œufs définitifs et mon-

tre l'exactitude des observations contestées de Ed. Van Beneden sur la fusion de plusieurs ovules primitifs en une masse protoplasmique multinucléée aux dépens de laquelle se différencient un ou plusieurs œufs définitifs, tout en contestant l'opinion de cet auteur qui en fait un germigène comparable à celui de l'ovaire des Insectes, par exemple. Là encore, il consacre un chapitre d'une clarté remarquable à la discussion de la question difficile des homologies des membranes de l'œuf dans la série des Vertébrés. La plupart de ses travaux de cet ordre n'ont pas fait l'objet de publications séparées, mais les résultats s'en retrouvent presque à chaque page du *Traité d'Embryologie comparée*, auquel ils donnent, malgré la quantité énorme des matériaux empruntés aux travaux de tous les savants contemporains un caractère essentiellement original et personnel.

Dans cet ordre de travaux, Balfour ne s'est d'ailleurs pas limité aux Vertébrés, et il n'est guère de groupe du règne animal où des observations personnelles ne le conduisent à des suggestions originales, ou au moins n'influent sur sa manière d'interpréter les observations de ses prédécesseurs. Ses recherches sur le développement des Aranéides ont fait le sujet d'un mémoire spécial dans lequel il est venu jeter la lumière sur plusieurs points contestés : l'origine du mésoblaste, le développement du système nerveux, les homologies des appendices céphaliques. Il montre que si le feuillet moyen dérive en grande partie, comme chez les autres Trachéates, d'un épaississement médian de la plaque ventrale, il reçoit aussi de nombreux éléments d'accroissement des cellules vitellines sous-jacentes ; que c'est même là sa seule origine dans la région dorsale. Il suit le développement des chélicères et constate que ces appendices primitivement situés en arrière de la bouche sont développés sur un segment spécial pourvu d'un ganglion indépendant du ganglion céphalique auquel il se soude plus tard, et ne peuvent par conséquent pas représenter les antennes des Insectes comme l'observation de l'adulte l'avait fait admettre jusqu'ici.

Quelque éclat que Balfour ait jeté sur les études embryologiques, l'activité de son esprit ne s'arrêtait pas là, et il ne voyait avec raison, dans l'embryologie, que l'une des bases sur lesquelles

s'appuie la science de la morphologie animale qu'il avait choisie pour objet de son enseignement. Ses derniers travaux ont été plus particulièrement dirigés sur une autre branche de la même science, l'anatomie comparée. Quelques semaines seulement avant sa mort, le dernier fascicule des *Philosophical Transactions* de la Société royale publiait une grande monographie anatomique et embryologique du Lépidostée due à sa collaboration avec Parker. Nous avons déjà eu à faire allusion à la monographie du *Peripatus*, à laquelle il travaillait depuis longtemps. Elle reste inachevée ; le paragraphe consacré au *Peripatus* dans le *Traité d'Embryologie comparée*, et une note préliminaire où sont décrits chez cet Articulé primitif des organes segmentaires analogues à ceux des Annélides et un système nerveux formé de deux cordons latéraux, avec des renflements ganglionnaires et des commissures transversales, qui, naissant d'un ganglion cérébroïde, vont se réunir en arrière de l'anus, nous font regretter davantage l'absence de ce travail. Qu'il nous soit permis d'espérer que les amis de Balfour pourront réunir les notes du maître, et nous donner tout ce qu'il avait fait sur ce sujet.

Tel a été le rôle de Balfour comme investigateur, tels sont les plus importants des faits dont il a enrichi nos connaissances. Mais la science ne consiste pas seulement en une accumulation de faits juxtaposés ; le savant qui a réuni les observations n'est qu'à la moitié de sa tâche, il lui reste à les comparer, à étudier leurs relations, à saisir les lois qui les régissent ; le philosophe a à élever l'édifice dont l'observateur a réuni les matériaux. C'est ce que Balfour a cherché à faire en réunissant en un corps les données innombrables fournies par les travaux récents sur l'embryologie des Métazoaires. Il ne nous convient pas d'apprécier le *Traité d'Embryologie comparée* dont nous dirons seulement qu'il est dans cet ordre d'idées le digne pendant de la *Monographie du développement des Élasmobranches*. Laissons donc la parole au professeur Gamgee (1).

« Le grand *Traité d'Embryologie comparée* est le véritable mo-
« nument sur lequel repose la gloire de Balfour. Il est impossible

(1) *Association britannique pour l'avancement des sciences.* — Congrès de Southampton.

« d'exprimer la valeur de ce livre. Balfour n'a pas reculé devant « la quantité immense de données éparses dans la littérature, et il « a tout réuni en un exposé méthodique, clair et précis. Les des- « criptions différentes ont été pesées et appréciées et souvent mises « d'accord par une explication ingénieuse ou une observation nou- « velle. D'innombrables observations ont été répétées et vérifiées, « d'innombrables suggestions sur les nouvelles recherches à en- « treprendre rendent ce livre aussi précieux au savant qu'à l'étu- « diant.

« Parmi les chapitres les plus remarquables par les généralisa- « tions larges et philosophiques qui y sont exposées, sont ceux « traitant de la forme ancestrale des Chordata, des formes larvaires, « de l'origine et des homologies des feuillets germinatifs. Balfour « accepte la gastrula comme un stade de l'évolution des Méta- « zoaires et est porté à considérer l'invagination comme un pro- « cessus plus primitif que la délamination dans la formation de la « gastrula. Il démontre que le mésoblaste est apparu primitive- « ment non d'une manière indépendante, mais comme une diffé- « renciation des deux autres feuillets, et qu'il est homologue à « lui-même dans l'ensemble des Métazoaires. Dans le chapitre « consacré aux formes larvaires, il réunit de nombreux argu- « ments pour prouver qu'un développement larvaire reproduit « l'histoire ancestrale plus complètement et plus fidèlement qu'un « développement fœtal ; il passe en revue les types de larves (dis- « tinguant six types), les circonstances qui tendent à produire des « modifications secondaires dans les larves et émet sur le passage « du type radiaire au type bilatéral l'hypothèse que dans une larve « analogue au Pilidium la face orale a pris un accroissement iné- « gal, une partie antérieure formant un lobe préoral et une expan- « sion postérieure, le tronc, pendant que la face aborale devient « la face dorsale. Il pense que les Echinodermes adultes ont con- « servé et non acquis d'une manière secondaire leur symétrie « radiaire, et considère un organisme à symétrie radiaire comme « une Méduse, comme le prototype de toutes les formes larvaires « supérieures aux Cœlentérés. Balfour n'admet pas la parenté im- « médiate des Chordata et des Chétopodes que soutiennent Dohrn « et Semper, mais considère les Chordata comme descendant d'un

« type de Vers segmentés dérivé du même type de Vers non seg-
« mentés que les Chétopodes, mais dans lequel deux cordons
« nerveux latéraux comme ceux des Némertiens se sont soudés sur
« le côté dorsal au lieu du côté ventral. Il pense que la bouche
« chez les Chordata ancestraux était organisée pour la succion et
« ne se formait pas, comme le suppose Dohrn, par la coalescence
« de deux fentes viscérales. Enfin Balfour trace un schéma de la
« phylogénie des Chordata d'après lequel les Protochordata
« hypothétiques possédant une notochorde, une bouche organisée
« pour la succion et de très nombreuses fentes branchiales, ont
« acquis successivement des vertèbres, des mâchoires, une vessie
« aérienne, des membres pentadactyles, un amnios ; chaque nou-
« velle formation caractérisant un prototype hypothétique dont
« quelqu'un des groupes existants est supposé avoir divergé. »

Les idées théoriques émises par Balfour sont caractérisées par une grande hardiesse de vues jointe à une prudence extrême ; ses suggestions sont toujours originales, souvent frappantes de justesse apparente ; il les fait ressortir des faits eux-mêmes et réunit en un faisceau tous les arguments qui peuvent les confirmer; mais il prévoit en même temps toutes les objections, et les expose dans toute leur force alors même qu'il ne peut y répondre et qu'elles subsistent tout entières. On sent qu'il est disposé à faire bon marché de ses théories le jour où de nouveaux faits viendront les infirmer.

Disciple de l'école transformiste, il sait l'importance des données que l'embryologie peut fournir à l'histoire de la filiation des êtres et lui demande de nous éclairer sur la généalogie des formes animales ; il ouvre lui-même des horizons nouveaux à cet égard, et l'hypothèse qu'il émet, non sans réserve d'ailleurs, de la double origine des Arthropodes, n'est pas l'une des moins hardies parmi celles auxquelles a donné naissance l'avènement des doctrines de Lamarck et de Darwin. Mais il sait aussi combien peu les données actuelles de la science permettent d'aller loin dans cette voie d'une manière rigoureuse, lorsqu'il s'agit de rattacher entre eux les types différents, et se garde bien de suivre les auteurs qui dès aujourd'hui construisent de toutes pièces l'arbre généalogique du règne animal tout entier.

La phylogénie n'est pas d'ailleurs pour lui le but unique de

l'embryologie, et à côté de l'histoire des premières phases du développement qui fournit surtout les bases de cette partie de la science, il apporte une égale attention à l'histoire du développement des organes où la morphologie puise ses données les plus importantes. Il comprend que, si la phylogénie nous fait connaître l'enchaînement des êtres, l'organogénie pourra seule expliquer cet enchaînement en mettant en lumière les relations de la forme et de la fonction qui sont les bases de la physiologie comparée et qui, en fin de compte, sont les lois et les conditions déterminantes de l'adaptation par lesquelles a été régie la transformation des êtres vivants.

Comme les vues spéculatives de Balfour sont exposées dans l'ouvrage dont nous publions aujourd'hui la traduction, et qu'elles ont présidé à sa rédaction, nous pouvons ne pas les rappeler ici. Qu'il nous suffise d'appeler l'attention sur les points relatifs au rôle des globules polaires, aux relations des divers types de segmentation, aux homologies des feuillets chez les Spongiaires, à la phylogénie des Arthropodes, à la gastrula des Vertébrés, à l'origine et à la signification des formes larvaires, aux homologies des feuillets considérés dans le règne animal tout entier, etc. Une partie de ces vues seront peut-être abandonnées un jour, la science est loin d'avoir dit son dernier mot, et l'expérience nous a appris que les interprétations des hommes les plus éminents sont souvent tombées devant les faits nouveaux. Celles-là même cependant n'ont pas été inutiles, car elles ont fourni la base sur laquelle se sont appuyés ceux qui sont allés plus haut. Quoi qu'il arrive, Balfour aura le grand mérite d'avoir réuni en un corps de doctrine les données de l'embryologie comparée et d'avoir synthétisé en un ouvrage magistral l'état de la science à notre époque. Les faits qu'il a découverts ou précisés sont assez nombreux pour que son nom reste aux premiers rangs parmi les naturalistes actuels, et que ses contemporains sentent le vide immense qu'il laisse par ce qu'on était en droit d'attendre de lui. Un seul homme est mort au même âge après avoir parcouru une carrière scientifique plus féconde, c'est Bichat; mais l'impulsion qu'il avait donnée lui a survécu, et il avait fait assez en créant l'anatomie générale; Balfour n'a pas créé l'embryologie, mais il l'a fait progresser comme

personne ne l'avait fait, et lui a tracé des voies nouvelles. Il sera suivi dans ces voies, et si sa personnalité est perdue, l'influence de son génie se manifestera longtemps encore dans les travaux de ses continuateurs.

H.-A. Robin.

LISTE DES PUBLICATIONS DE F.-M. BALFOUR

1. On some points in the Geology of the East-Lothian Coast (*Geological Magazine*, IX, 1872) (en collaboration avec M. G. W. Balfour).

2. The development and growth of the layers of the blastoderm (*Quarterly journal of microscopical Science*, XIII, 1873).

3. On the disappearance of the primitive Groove in the embryo-Chick (*Ibid.*, XIII, 1873).

4. The development of the blood vessels of the Chick (*Ibid*, XIII, 1873).

5. Elements of Embryology (embryologie du Poulet) en collaboration avec M. Foster. London, Macmillan, 1874. Traduction française par E. Rochefort. Paris, Reinwald, 1878. Trad. allemande par Kleinenberg, Leipzig, Engelmann, 1876.

6. A preliminary account of the development of Elasmobranch Fishes (*Quart. journ. micr. Sc.*, XIV, 1874).

7. A comparison of the early stages in the development of Vertebrates (*Ibid.*, XV, 1875).

8. On the origin and history of the urino-genital organs of Vertebrates (*Journal of Anatomy and Physiology*, X, 1875).

9. Monograph on the development of Elasmobranch Fishes (*Journ. of Anat. a. Phys.*, X-XII, 1875-1878), publié à part, London, Macmillan, 1878).

10. On the spinal nerves of *Amphioxus* (*Journ. of Anat. a. Phys.*, X, 1876).

11. On the development of the spinal nerves in Elasmobranch Fishes (*Philosophical Transactions of the royal Society*, CLXVI, 1876).

12. On the phenomena accompanying the maturation and impregnation of the ovum (*Quart. journ. Micr. Sc.*, XVIII, 1878).

13. On the structure and development of the vertebrate ovary (*Ibid.*, XVIII, 1878).

14. On the existence of a head-kidney in the embryo-Chick and on certains points in the development of the Müllerian duct (en collaboration avec M. Adam Sedgwick) (*Ibid.*, XIX, 1879).

15. On the early development of the Lacertilia, with some observations on the nature and relation of the primitive Streak (*Ibid.*, XIX, 1879).

16. On certains points in the anatomy of *Peripatus capensis* (*Ibid* , XIX, 1879).

17. On the morphology and systematic position of the Spongida (*Ibid.*, XIX, 1879), trad. franç. (*Revue internationale des sciences*, IV, 1879).

18. A Treatise on comparative Embryology, vol. I, London. Macmillan, 1879. — Traduction allemande par B. Vetter. Iéna, Fischer, 1881. — Traduction française par H. A. Robin. Paris, J.-B. Baillière et fils, 1883.

19. Note on the development of the Araneina (*Quart. journ. Micr. Sc.*, XX, 1880).

20. On the structure and homologies of the germinal layers of the Embryo (*Ibid.*, XX, 1880).

21. On the spinal nerves of *Amphioxus* (*Ibid.*, XX, 1880).

22. Larval forms, their nature, origin and affinities (*Ibid.*, XX, 1880).

23. Address to the department of Anatomy and Physiology of the British association for the advancement of Science (*Brit. Association Reports.* Congrès de Swansea. 1880).

24. A Treatise on comparative Embryology. Vol. II. London, Macmillan, 1881. — Traduction allemande par B. Vetter. Iéna, Fischer, 1882. — Traduction française par H. A. Robin. Paris, J.-B. Baillière et fils, 1883.

25. On the development of the Skeleton of the paired Fins of Elasmobranchii considered in relation to its bearings on the nature of the limbs of the Vertebrata (*Proceedings of the Zoological Society of London*, 1881).

26. On the evolution of the Placenta and on the possibility of employing the characters of the Placenta in the classification of the Mammalia (*Ibid.*, 181).

27. On the nature of the organ in adult Teleosteans and Ganoids which is usually regarded as the head-kidney or pronephros (*Quart. journ. micr. Sc.*, XXII, 1882).

28. On the anatomy and development of *Lepidosteus* (en collaboration avec M. Parker) (*Philosophical Transactions of the Royal Society*, 1882).

29. A renewed study of the germinal layers of the Chick (en collaboration avec M. Deighton) (*Quart. journ. micr. Sc.*, XXII, 1882).

30. Anatomy and development of *Peripatus*. — Laissé inachevé.

AVERTISSEMENT DU TRADUCTEUR

Depuis que Ét. Geoffroy-Saint-Hilaire et surtout Von Baer et M. H. Milne-Edwards ont mis en lumière l'importance de l'histoire du développement dans la science biologique, l'embryologie a pris dans cette science une place de plus en plus considérable. L'avènement des doctrines transformistes et les travaux qui sous leur impulsion ont cherché à déterminer la filiation des êtres vivants, lui ont donné un rôle presque prépondérant et ont dirigé sur elle, dans les vingt dernières années, les efforts des naturalistes les plus éminents. Les faits s'accumulaient cependant sans être reliés en un traité synthétique dont leur abondance même augmentait la nécessité. Ce traité a été fait enfin et nous avons la bonne fortune de le devoir à l'un des maîtres de la science, à l'un de ceux qui ont le plus fait progresser l'embryologie. Il ne convient pas d'en faire l'éloge ici, nous pensons cependant que ce ne sera pas l'un des moindres titres de gloire de la vie si courte et si féconde de M. Balfour. La science progressera, mais le *Traité d'Embryologie* de Balfour restera marquant l'une de ses étapes.

Puissions-nous avoir réussi dans notre rôle de traducteur. Nous nous sommes attaché à serrer d'aussi près que possible le texte anglais et à rendre non pas seulement l'idée, mais la forme même que lui a donnée l'auteur. La correction du langage y perdra sans doute quelquefois et l'on trouvera dans notre traduction plus d'une tournure anglaise, mais cet inconvénient nous paraît faible auprès des avantages qui résultent de ce mode de travail.

On remarquera dans le texte du premier volume tout entier, si on le compare à l'édition anglaise, un nombre assez considérable de changements. Tous sont dus à l'auteur qui a en outre

revu les épreuves des premières feuilles. Une grave maladie a suspendu ce travail qui n'était pas repris encore lors de la catastrophe où M. Balfour a trouvé la mort.

Dans le second volume le texte anglais est suivi rigoureusement et sans aucune altération.

La science marche cependant et depuis la publication anglaise des faits importants ont été acquis, nous les avons signalés dans des notes placées au bas des pages et signées. Nous avons également introduit dans l'ouvrage des figures nouvelles, dont quelques-unes ont été gravées spécialement sur nos indications.

H.-A. Robin.

PRÉFACE DE L'AUTEUR

Mon but en écrivant cet ouvrage a été de donner un exposé du développement des formes animales, tel qu'il puisse être utile à la fois aux étudiants et à ceux qui poursuivent des recherches embryologiques. Le volume actuel, sauf dans les chapitres généraux, est limité à la description du développement des Invertébrés, le second et dernier volume traitera du développement des Vertébrés et de l'histoire particulière des divers organes.

Comme cet ouvrage est, je crois, à l'exception d'un petit, mais utile, volume de Packard, le premier où l'on essaye de traiter d'une manière complète de la science embryologique tout entière au point de vue récent, et comme une grande partie des faits qu'il contient ne se rencontrent pas dans les livres didactiques ordinaires, il m'a paru utile de donner une importance inusitée aux indications des sources originales. J'ai, par conséquent, placé à la fin de chaque chapitre, ou dans certains cas de chaque partie de chapitre, une liste des mémoires les plus importants se rapportant au sujet traité. Les mémoires de chaque liste sont numérotés d'une manière continue et indiqués dans le texte par leurs numéros. Ces listes sont réimprimées en appendice à la fin de chaque volume. On comprendra naturellement qu'elles n'ont pas la prétention de constituer une bibliographie complète du sujet.

Pour faciliter l'usage de mon ouvrage aux étudiants, j'ai employé deux sortes de caractères. Les parties les plus générales sont imprimées en grand texte et le texte plus petit est réservé à la plus grande partie de ce qui est théorique, aux détails de divers modes

spéciaux de développement, aux histoires des formes moins importantes et à la discussion en général. L'étudiant, surtout lorsqu'il commence l'étude de l'embryologie, aura avantage à borner son attention au grand texte ; il est naturellement admis qu'il possèdera déjà une connaissance suffisante de l'anatomie comparée.

Depuis que la théorie de l'évolution est acceptée comme une doctrine établie, l'importance des données de l'embryologie sur toutes les vues morphologiques a été universellement reconnue, mais l'activité même avec laquelle cette partie de la science a été cultivée pendant les dernières années a déterminé l'apparition d'un grand nombre d'observations et de théories incomplètes et contradictoires, et ce n'a pas été chose aisée de les réunir en un corps méthodique et systématique. Beaucoup d'embryologistes penseront même sans doute que tout essai de ce genre est à l'heure actuelle prématuré et par conséquent condamné à échouer. Je laisse aux autres de décider jusqu'à quel point mon effort est justifié. Que ce que j'ai écrit contienne des erreurs et des omissions n'est, je le crains, que trop certain, mais je sais que ceux qui sont les plus capables de les découvrir seront aussi les plus indulgents pour les excuser.

L'ouvrage est largement illustré et la plupart des figures ont été gravées spécialement d'après les mémoires originaux, ou d'après mes propres publications, ou des dessins de M. Collings, qui n'a épargné aucune peine pour rendre les bois aussi clairs et aussi intelligibles que possible. J'espère que les résultats ne seront pas au-dessous de l'attente de mes lecteurs. Les sources auxquelles sont empruntés les bois sont toujours indiquées, et lorsqu'aucune indication n'est donnée les dessins sont de moi.

Je prends cette occasion pour exprimer mes vifs remerciements aux professeurs Agassiz, Huxley, Gegenbaur, Lankester, Turner, Kölliker et Claus, à sir John Lubbock, à M. Moseley, à M. P.-H. Carpenter, qui m'ont permis d'user de clichés galvaniques empruntés à leurs ouvrages.

Je dois aussi beaucoup aux nombreux amis qui m'ont aidé de différentes manières dans le cours de mon travail. Le professeur Kleinenberg, de Messine, a relu toutes les épreuves et a fait de

nombreuses et précieuses observations. Mon ami et ancien élève M. Adam Sedgwick m'a rendu les plus grands services dans la correction des épreuves. J'ai eu l'avantage de recevoir de nombreuses suggestions utiles du professeur Lankester spécialement sur le chapitre des Mollusques, et M. P.-H. Carpenter a bien voulu revoir le chapitre des Échinodermes.

Je dois aussi beaucoup au Dr Michael Foster, à M. Moseley et à M. Dew-Smith pour aide et conseil.

F.-M. Balfour.

TABLE DES MATIÈRES

DU TOME PREMIER

F.-M. Balfour, sa vie et ses travaux v
Avertissement du traducteur xxv
Préface de l'auteur xxvii

Introduction 1-14

CHAPITRE I.

L'œuf et le spermatozoïde 15
Histoire générale de l'œuf, 15-22. — Histoire spéciale de l'œuf dans les différents types, 22-53. — Développement post-embryonnaire des œufs des Vertébrés, 53-58. — Le spermatozoïde, 58-61.

CHAPITRE II.

La maturation et la fécondation de l'œuf 62
Maturation de l'œuf et formation des globules polaires, 62-72. — Fécondation de l'œuf, 73-78. — Sommaire, 78-79.

CHAPITRE III.

La segmentation de l'œuf 80
Phénomènes intimes de la segmentation, 80-81. — Caractères extérieurs de la segmentation, 82-109.

PREMIÈRE PARTIE.

Embryologie systématique.

Introduction 113-118

CHAPITRE IV.

Dicyémides et Orthonectides 119-124

CHAPITRE V.

Porifères (Spongiaires) 125-137

CHAPITRE VI.

Cœlentérés..... 138

Hydroïdes, 138-151. — Actinozoaires, 151-158. — Cténophores, 159-164. — Sommaire et considérations générales, 164-167. — Alternances de générations, 168-173.

CHAPITRE VII.

Platyelminthes..... 174

Turbellariés, 174-180. — Némertiens, 181-188. — Trématodes, 188-195. — Cestodes, 195-204.

CHAPITRE VIII.

Rotifères..... 205-207

CHAPITRE IX.

Mollusques..... 208

Formation des feuillets et caractères larvaires, 208-255. — Odontophores, 208-240. — (Gastéropodes et Ptéropodes, 208-224. — Céphalopodes, 224-235. — Polyplacophores, 235-238. — Scaphopodes, 238-240.) — Lamellibranches, 240-252. — Remarques générales sur les caractères des larves des Mollusques, 252-255. — Développement des organes, 255-271.

CHAPITRE X.

Polyzoaires (Bryozoaires)..... 272

Entoproctes, 272-276. — Ectoproctes, 276-286. — Considérations générales sur les larves des Bryozoaires, 287-290.

CHAPITRE XI.

Brachiopodes..... 291

Développement des feuillets, 291-293. — Histoire de la larve et du développement des organes de l'adulte, 293-297. — Développement des organes, 297. — Observations générales sur les affinités des Brachiopodes, 297-298.

CHAPITRE XII.

Chétopodes..... 299

Formation des feuillets germinatifs, 299-304. — La forme larvaire, 304-317. — Formation des organes, 317-320. — Alternances de générations, 320-323.

CHAPITRE XIII.

Discophores. (Hirudinées)..... 324

Formation des feuillets, 325-328. — Histoire générale de la larve, 329. — Histoire des feuillets germinatifs et développement des organes, 329-332.

CHAPITRE XIV.

Géphyriens..... 333

Géphyriens nus, 333-339. — Géphyriens tubicoles, 339-341. — Considérations générales, 341-342.

CHAPITRE XV.

Chætognathes, Myzostomiens et Gastérotriches..... 343
Chætognathes, 343-346. — Myzostomiens, 346. — Gastérotriches, 346.

CHAPITRE XVI.

Némathelminthes et Acanthocéphales..... 347
Némathelminthes, 347-354. — Acanthocéphales, 354-356.

CHAPITRE XVII.

Trachéates..... 357
Prototrachéates, 357-361. — Myriapodes, 362-369. — Insectes, 369-404. — (Les membranes embryonnaires et la formation des feuillets, 374-380. — Formation des organes et leurs relations avec les feuillets germinatifs, 380-390. — Types spéciaux de larves, 390-393. — Métamorphose et hétérogamie, 393-404.) — Arachnides, 405-427. — (Formation des feuillets et développement général, 405-418. — Histoire spéciale des feuillets germinatifs, 418-425. — Sommaire et conclusions générales, 425-427.) — Formation des feuillets et des enveloppes embryonnaires chez les Trachéates, 427-429.

CHAPITRE XVIII.

Crustacés..... 430
Histoire des formes larvaires, 430-478. — (Branchiopodes, 431-435. — Malacostracés, 435-456. — Copépodes, 456-461. — Cirripèdes, 461-468. — Ostracodes, 468-470. — Phylogénie des Crustacés, 470-478.) — Formation des feuillets germinatifs, 478-487. — Développement comparatif des organes, 487-498.

CHAPITRE XIX.

Pœcilopodes, Pycnogonides, Tardigrades et Linguatulides. — sommaire comparatif du développement des Arthropodes..... 499
Pœcilopodes, 499-503. — Pycnogonides, 503-505. — Pentastomides, 505-506. — Tardigrades, 506-507. — Sommaire du développement des Arthropodes, 507-508.

CHAPITRE XX.

Echinodermes..... 509
Développement des feuillets germinatifs, 509-518. — Holothurides, 509-513. — Astérides, 513. — Ophiurides, 514. — Echinides, 514-515. — Crinoïdes, 515-517. — Développement des appendices larvaires et métamorphose, 518-536. — Holothurides, 518-521. — Astérides, 521-526. — Ophiurides, 526-528. — Echinides, 528-534. — Crinoïdes, 534-536.) — Comparaison des larves des Echinodermes et conclusions générales, 537-540.

CHAPITRE XXI.

Entéropneustes..... 541-544

Bibliographie générale..... 545

FIN DE LA TABLE DES MATIÈRES DU TOME PREMIER.

TRAITÉ
D'EMBRYOLOGIE
COMPARÉE

INTRODUCTION

L'embryologie est une branche étendue et importante de la biologie. Prise dans le sens propre du mot, cette science devrait traiter de l'accroissement et de la structure des êtres organisés pendant leur développement dans l'intérieur des membranes de l'œuf, avant qu'ils soient capables de mener une existence indépendante. Les recherches modernes ont cependant montré qu'une telle délimitation serait absolument artificielle, et le terme embryologie tel qu'il est appliqué aujourd'hui, comprend l'anatomie et la physiologie de l'être vivant pendant toute la période qui s'étend depuis le moment où il commence à exister, jusqu'à ce qu'il ait atteint l'état adulte.

L'objet de la science embryologique permet de la diviser de deux manières différentes. On peut la partager en une série de chapitres traitant chacun, soit d'un groupe spécial d'organismes, soit d'une branche particulière de la science entière. Si l'on suit la première méthode, la science se divisera naturellement en embryologie des Végétaux et embryologie des Animaux. Dans la seconde méthode elle sera répartie en deux divisions principales, l'embryologie physiologique et l'embryologie anatomique.

Le présent traité a uniquement pour objet l'embryologie des Animaux et est limité aux Animaux désignés sous le nom de Métazoaires. En outre, la science est traitée plutôt au point de vue morphologique ou anatomique qu'au point de vue physiologique.

Le merveilleux phénomène du développement d'un être vivant d'organisation extrêmement compliquée qui sort d'un germe non différencié, dans lequel il a fallu le secours des applications les plus modernes du microscope pour reconnaître des manifestations de la vie, a naturellement attiré l'attention des biologistes depuis les temps les plus anciens. Avant que la théorie cellulaire ne fût formulée, on ne savait pas que le développement de l'organisme aux dépens du germe est un phénomène de même ordre que l'accroissement de l'individu complètement formé, et les recherches embryologiques étaient mêlées de spéculations étrangères sur l'origine de la vie (1).

Les difficultés que les anatomistes éprouvaient à comprendre la formation de l'individu aux dépens d'un germe sans structure les conduisirent à adopter l'opinion « selon laquelle l'embryon préexistait, quoique invisible, dans l'œuf, et les changements qui avaient lieu pendant l'incubation, consistaient non dans la formation d'organes, mais dans l'accroissement, c'est-à-dire dans l'expansion accompagnée de modifications concomitantes du germe déjà existant. »

Si grand que soit l'intérêt qui s'attache à l'histoire biologique isolée des êtres vivants, cet intérêt a été décuplé par les généralisations de M. Charles Darwin.

Depuis longtemps on a reconnu que les embryons et les larves des représentants les plus élevés de chaque groupe, passent dans le cours de leur développement par une série de stades dans lesquels ils ressemblent plus ou moins complètement aux représentants inférieurs du même groupe (2). Ce phénomène remarquable reçoit son explication dans la théorie de la descendance de M. Darwin. Il y a, d'après cette théorie, deux principes déterminants et en quelque sorte antagonistes qui ont rendu possible l'ordre que nous voyons aujourd'hui dans le monde organique. Ce sont les lois de l'hérédité et de la variabilité. D'après la première de ces lois, les caractères d'un être organisé à tous les stades de son existence sont reproduits chez ses descendants à des stades correspondants. D'après la seconde, les produits ne ressemblent jamais exactement aux parents. Par l'action combinée de ces deux principes, une variabilité continue d'un même type primitif devient possible, puisque chaque variation acquise tend à devenir héréditaire.

(1) Wolff fait une exception remarquable à cette règle générale, car, bien que ne possédant aucune notion nette de ce que nous appelons cellule, il concevait d'une manière très exacte les rapports de l'accroissement et du développement.

(2) Von Baer qui est souvent considéré comme ayant établi, le premier, cette règle générale, professait en réalité une opinion un peu différente. Il soutenait (*Ueber Entwicklungsgeschichte der Thiere*, p. 224) que les embryons des formes élevées ne ressemblent jamais aux adultes des formes inférieures, mais à leurs embryons. Von Baer se trompait en limitant ainsi la généralisation d'une manière absolue; mais sa manière de voir était beaucoup plus voisine de la vérité que celle qui établit une similitude exacte entre les embryons des formes élevées et les adultes des formes inférieures.

La remarquable loi du développement énoncée ci-dessus, loi qui a été étendue, spécialement par les recherches d'Huxley (1) et de Kowalevsky, au delà des limites des groupes plus ou moins artificiels créés par les naturalistes, au règne animal tout entier, est un cas spécial de la loi de l'hérédité. Cette loi, interprétée selon la théorie de la descendance, établit que chaque être vivant, dans le cours de son ontogénie individuelle reproduit l'histoire de son développement ancestral. Elle peut être énoncée d'une autre manière, de façon à faire ressortir sa connexion avec les lois de l'hérédité et de la variabilité : Tout être vivant reproduit les variations héritées de tous ses ancêtres à des stades successifs de son ontogénie individuelle qui correspondent aux époques auxquelles ces variations ont apparu chez ses ancêtres. Cette façon d'énoncer la loi montre qu'elle est une conséquence nécessaire de la loi de l'hérédité. Ces considérations prouvent clairement que l'embryologie comparée est d'une grande importance pour la phylogénie ou l'histoire de la race et du groupe qui constitue elle-même une des branches les plus importantes de la zoologie.

Si en réalité chaque être vivant présentait dans son développement une relation complète de son origine ancestrale, les problèmes de la phylogénie seraient bien près d'être résolus. Mais la loi énoncée ci-dessus comme toutes les lois physiques indique ce qui aurait lieu si des circonstances accessoires n'intervenaient pas. Il n'en est pas ainsi dans la nature, et le développement des êtres vivants tel qu'il a lieu actuellement, est la résultante d'une série d'influences dont l'hérédité est seulement l'une. Par conséquent l'histoire embryologique telle qu'elle se présente à nous est à la fois incomplète et trompeuse. On peut la comparer à un manuscrit ancien dont beaucoup de feuillets sont perdus, d'autres déplacés et dans lequel des passages apocryphes ont été interpolés par une main plus récente. L'histoire embryologique est presque toujours abrégée suivant la tendance de la nature (expliquée par le principe de la survivance des mieux constitués) à atteindre son but par les moyens les plus faciles. L'époque et l'ordre du développement des parties sont souvent modifiés et enfin des caractères organiques secondaires apparaissent pour approprier l'embryon ou la larve à des conditions d'existence particulières. Lorsque l'histoire biologique d'un être est entièrement connue, l'embryologiste scientifique a encore à remplir la partie la plus difficile de sa tâche. Comme l'érudit avec son manuscrit, il doit par un examen critique et scrupuleux déterminer où sont les lacunes, reconnaître les additions récentes et remettre en ordre ce qui a été déplacé.

Le but de l'embryologie comparée restreinte comme elle l'est dans

(1) Huxley a été, le premier, à montrer que le corps des Cœlentérés est formé de deux feuillets et à les identifier avec les deux feuillets germinatifs primitifs des Vertébrés.

cet ouvrage est double : 1° fournir une base à la phylogénie, et 2° fournir une base à l'organogénie ou à l'histoire de l'origine et de l'évolution des organes. La loi énoncée plus haut justifie l'emploi des données de l'embryologie comparée dans la solution des problèmes de ces deux branches de la science, mais les résultats doivent en être employés avec les restrictions déjà signalées ; et dans l'un et l'autre cas, la connaissance de l'anatomie comparée doit nécessairement précéder leur application.

D'après ce double but, l'embryologie comparée peut donc se diviser en deux branches.

La méthode scientifique à suivre dans l'une et l'autre de ces branches est celle de la comparaison et est en réalité essentiellement la même que celle de l'anatomie comparée. Par cette méthode, il devient possible de distinguer avec une plus ou moins grande certitude les caractères embryonnaires secondaires des caractères primaires ou ancestraux, de déterminer la valeur relative qu'il faut attacher aux résultats des observations isolées et, en général, de baser une science sur la masse brute des faits recueillis. Elle permet encore à chaque observateur de savoir quels sont les points sur lesquels il est important de diriger son attention, et évite ainsi cette simple accumulation de faits sans rapports entre eux qui est trop propre à encombrer et à arrêter la science qu'elle a la prétention de faire progresser.

Dans la phylogénie, les points les plus importants qui sont visés sont les suivants :

1° Montrer jusqu'à quel point l'embryologie comparée met en lumière les formes ancestrales communes à tous les Métazoaires. Des exemples de ces formes ont été reconnus par divers embryologistes dans l'œuf lui-même, considéré comme représentant l'ancêtre unicellulaire des Métazoaires ; dans l'œuf à la fin de la segmentation qui correspondrait à la forme atavique de Protozoaire pluricellulaire ; dans la gastrula formée de deux couches de cellules, etc., regardée par Hæckel comme la forme ancestrale de tous les Métazoaires.

2° Jusqu'à quel point, certaines formes spéciales de larves se reproduisent constamment dans l'ontogénie des représentants d'un ou de plusieurs groupes du règne animal, et jusqu'à quel point de telles formes larvaires peuvent être interprétées comme représentant le type ancestral de ces groupes.

Comme exemples de ces formes, on peut citer le Nauplius à trois paires de pattes, que Fritz Müller suppose être la forme ancestrale des Crustacés, la larve trochosphère de Lankester qu'il considère comme étant commune aux Mollusques, aux Vers et aux Echinodermes, la planula des Cœlentérés, etc.

3° Jusqu'à quel point, des formes de ce genre sont semblables à des formes adultes vivantes ou fossiles, une telle similitude étant consi-

dérée comme impliquant que la forme vivante ou fossile est alliée de très près avec la souche du groupe qui présente la forme larvaire. Il n'est pas facile de citer des exemples d'une ressemblance très intime, de cette sorte, entre les formes larvaires d'un groupe, et les formes vivantes ou fossiles d'un autre groupe. Les larves de certains Chétopodes, pourvues de longues soies provisoires ressemblent à des Chétopodes fossiles. Les Rotifères ont de nombreux points de ressemblance avec la trochosphère, spécialement avec la forme de trochosphère caractéristique des Mollusques. Les Turbellariés ont quelques traits communs avec la planula des Cœlentérés. Quelques-uns des Géphyriens, par la présence d'un lobe préoral, ressemblent à certains types de trochosphère. La larve des Tuniciers a les caractères d'un type simple des Chordata.

Dans les limites d'un seul groupe, de telles ressemblances sont très nombreuses. Parmi les Craniotes, le têtard des Anoures a son représentant vivant dans les Poissons et peut-être spécialement dans les Myxinoïdes. Les formes larvaires des Insectes se rapprochent des Péripates. La larve pédonculée de la Comatule est représentée par les *Pentacrinus*, les *Rhizocrinus*, etc., vivants. De nombreux exemples du même phénomène se rencontrent chez les Crustacés.

4° Jusqu'à quel point apparaissent dans l'embryon ou la larve des organes qui, ou s'atrophient, ou deviennent sans fonction à l'état adulte et qui persistent d'une manière permanente chez des représentants de quelque autre groupe ou des représentants inférieurs du même groupe. Les faits de ce genre sont extrêmement fréquents, et il suffit de citer comme exemples les fentes branchiales et le corps de Wolff de l'embryon des Craniotes supérieurs pour faire comprendre à quel ordre de particularités il est fait allusion. On peut en tirer les mêmes conclusions que dans le cas précédent.

5° Jusqu'à quel point des organes dans le cours de leur développement passent par une condition permanente dans quelque forme inférieure. Des conclusions phylogénétiques peuvent être tirées de quelques cas de ce genre, bien qu'ils aient une portée plus considérable en organologie qu'en phylogénie.

Les considérations qui ont servi à montrer que l'histoire ancestrale est reproduite dans l'ontogénie de l'individu s'appliquent également bien à l'évolution des organes. Les questions spéciales d'organologie sur lesquelles l'embryologie comparée jette la lumière peuvent être classées de la manière suivante.

1° L'origine et les homologies de ce que l'on appelle les feuillets germinatifs, c'est-à-dire les feuillets dans lesquels l'embryon se divise immédiatement après la segmentation.

2° L'origine des tissus primaires, épithélial, nerveux, musculaire, conjonctif, etc., et leurs rapports avec les feuillets germinatifs.

3° L'origine des organes. — L'origine des organes primitifs est en rapport intime avec celle des feuillets germinatifs. La première différenciation de l'œuf segmenté résulte de l'arrangement des cellules de l'embryon en deux couches, l'externe appelée épiblaste, l'interne, hypoblaste. L'épiblaste est un organe sensoriel primitif, l'hypoblaste, un organe digestif primitif.

4° L'évolution graduelle des organes et des systèmes d'organes les plus compliqués.

Cette partie du sujet, plus encore que celle qui a trait aux questions de phylogénie, est intimement liée avec l'anatomie comparée, sans laquelle elle perd toute signification.

REPRODUCTION

L'étude de la reproduction précède logiquement celle de l'embryologie. La reproduction consiste essentiellement dans la séparation d'une portion d'un organisme qui possède la faculté de se développer en un individu semblable à celui qui lui a donné naissance. Les modes de reproduction les plus simples sont ceux qui se rencontrent chez les Protozoaires.

Dans ce groupe, la reproduction peut avoir lieu suivant un grand nombre de procédés différents que l'on peut réunir sous trois chefs : 1° le *fractionnement ;* 2° le *bourgeonnement* ou gemmation ; 3° la *formation de spores.*

Par ces divers procédés, le phénomène de la reproduction peut s'effectuer, soit à la suite et apparemment en conséquence d'un phénomène très important désigné sous le nom de *conjugaison,* qui consiste dans la fusion permanente ou transitoire de deux ou d'un plus grand nombre d'individus, soit spontanément, c'est-à-dire indépendamment de toute conjugaison préalable.

La reproduction par fractionnement, consiste simplement dans la division de l'organisme en deux parties semblables, le noyau, lorsqu'il existe, se divisant en même temps que le corps cellulaire. Ce mode de reproduction est le plus simple qui se puisse concevoir et n'est suivi d'aucun développement, puisque les deux organismes produits ne diffèrent de l'individu parent, que par la taille. Outre le fractionnement simple, un fractionnement multiple peut avoir lieu comme chez les Flagellates où Drysdale et Dallinger ont montré qu'un individu renfermé dans un kyste sans structure peut se diviser d'abord en deux, puis en quatre et ainsi de suite.

Le phénomène du bourgeonnement diffère principalement de celui du simple fractionnement en ce que les deux organismes produits sont de taille différente, et aussi en ce que la séparation du plus petit d'avec le plus grand est précédée par un accroissement du dernier, de

sorte que le bourgeon en se séparant n'entraîne aucune partie essentielle du parent. Ce mode de reproduction se rencontre parmi les Infusoires, les Acinètes, etc. Une variété intéressante de ce procédé est le bourgeonnement interne de beaucoup d'Acinètes chez lesquels une portion du protoplasma interne avec une partie du noyau se sépare pour former un nouvel individu. Ce mode de gemmation se rattache par une série de transitions au bourgeonnement externe normal. Les individus produits par gemmation ne sont pas toujours semblables, à l'origine, au parent, par exemple les Acinètes.

Le fractionnement et la gemmation, quand ils sont incomplets, conduisent l'un et l'autre à la formation de colonies.

Le troisième mode de reproduction, par formation de spores, ne diffère pas essentiellement du fractionnement multiple. Il consiste dans la fragmentation de l'organisme en un nombre (d'ordinaire très considérable) de parties dont chacune se développe par la suite en un individu semblable au parent. Toutes les gradations entre une division simultanée de l'organisme en spores et un simple fractionnement multiple se rencontrent, mais ce procédé de reproduction peut quelquefois se distinguer d'un fractionnement de ce genre par le fait que les deux modes coexistent chez une même forme comme chez la Monade biflagellée de Drysdale et Dallinger. Dans la majorité des cas, les spores produites diffèrent à première vue de l'individu parent non seulement par la taille, mais par d'autres caractères tels que la présence d'un flagellum, etc. Elles peuvent même manquer de noyau quand l'individu parent est nucléé, comme chez les Grégarinidés.

L'enkystement qui dans un grand nombre de cas précède ces divers modes de reproduction et spécialement la reproduction par spores n'est pas une condition essentielle de leur occurrence ; c'est probablement une disposition protectrice à l'origine qui s'est adaptée à la reproduction et a contracté avec elle une connexion étroite.

Comme il a déjà été établi, tous les modes de reproduction énoncés peuvent se présenter chez certains Protozoaires sans aucun phénomène antérieur que l'on puisse considérer comme de nature sexuelle, mais très souvent ils sont précédés par la fusion permanente ou temporaire de deux ou d'un plus grand nombre d'individus, fusion désignée sous le nom de conjugaison.

Dans la plupart des cas la reproduction par spores est la conséquence de la conjugaison, mais chez les Infusoires, etc., où la fusion des individus conjugués est temporaire (excepté chez les Vorticelles), il y a probablement seulement un renouvellement d'activité, un rajeunissement d'où, selon toute apparence, résulte le fractionnement ou le bourgeonnement. Chez les Grégarinidés, la reproduction par spores suit d'ordinaire la conjugaison mais peut aussi avoir lieu sans elle. Chez certains Flagellates, la reproduction par spores suit la conju-

gaison de deux individus à différents états de développement. Ainsi chez la Monade sautense décrite par Drysdale et Dallinger, un individu produit par le fractionnement d'une Monade à l'état amœboïde s'unit avec une Monade ordinaire pour former un individu qui se fragmente en spores. Un autre exemple de fusion d'individus dissemblables est fourni par les Vorticelles chez lesquelles un individu libre se conjugue et s'unit d'une manière permanente avec un individu fixé (Engelmann, Bütschli). La conjugaison consiste souvent dans la fusion de plus de deux individus. Lorsque dans la conjugaison la fusion est permanente, les noyaux des individus conjugés s'unissent d'ordinaire avant que le produit se fragmente en spores, et lorsque la fusion est seulement temporaire, comme chez les Infusoires, une division des paranuclei et souvent des noyaux a lieu, suivie par l'expulsion d'une portion de ces organes et la reproduction de nouveaux paranuclei et de nouveaux noyaux aux dépens de ce qui reste des organes primitifs.

Pour bien comprendre la signification des rapports de la conjugaison et de la reproduction, il est important de savoir comment les deux phénomènes sont primitivement devenus connexes. Pour la solution de cette question, le fait que beaucoup de Protozoaires peuvent se fusionner d'une manière temporaire ou permanente sans se reproduire immédiatement a une grande importance. L'*Actinophrys* fournit un bon exemple d'une fusion de ce genre. Nous devons supposer que la simple coalescence de deux ou d'un plus grand nombre d'individus donne à leur produit une quantité de vigueur nouvelle suffisante pour compenser la perte en nombre d'individus éprouvée par la race. Cette vigueur nouvelle s'est probablement d'abord manifestée par un accroissement dans l'activité de la reproduction, jusqu'à ce qu'enfin les deux phénomènes, celui de la conjugaison et celui de la reproduction, sont devenus liés d'une manière inséparable.

La reproduction des Animaux supérieurs aux Protozoaires que l'on désigne sous le nom de Métazoaires a lieu suivant deux procédés, l'un *sexuel*, l'autre *asexuel*. Le mode sexuel qui s'observe chez tous les Métazoaires connus (1) consiste essentiellement, comme on le verra dans le second chapitre de cet ouvrage, dans la fusion de deux cellules produites par les organismes parents, la cellule femelle ou œuf et la cellule mâle ou spermatozoïde, et la division subséquente de la cellule composée ainsi produite en parties qui s'agencent en un organisme semblable à l'un des parents. A première vue la reproduction sexuelle présente une très grande ressemblance avec le processus de la conjugaison. Comme il est d'importance fondamentale de déterminer de quelle manière la reproduction sexuelle a pris origine, il est nécessaire d'examiner jusqu'à quel point cette ressemblance apparente est réelle,

(1) Le *Dicyema*, s'il est un vrai Métazoaire, semblerait faire exception à cette règle.

et jusqu'à quel point la reproduction sexuelle peut être dérivée de la reproduction consécutive à la conjugaison.

Malgré la similitude générale entre la marche des deux phénomènes, leur comparaison présente au premier abord une difficulté en ce que le résultat de la conjugaison est d'ordinaire la fragmentation de l'individu formé par la fusion de deux autres individus en un certain nombre d'organismes nouveaux, tandis que le résultat de la fusion qui a lieu dans la reproduction sexuelle est la formation d'un seul organisme nouveau. Cette différence entre les deux processus, quelque grande qu'elle soit, est peut-être plus apparente que réelle. Il faut se rappeler qu'un seul individu Métazoaire est l'équivalent d'un certain nombre de Protozoaires réunis pour former un seul organisme d'un degré d'agrégation plus élevé. Il résulte de là que la segmentation de l'œuf qui suit l'acte sexuel peut être comparée à la fragmentation du produit de la conjugaison en spores, la différence entre les deux phénomènes consistant en ce que dans un cas les spores se séparent pour former chacune un organisme indépendant, tandis que dans l'autre cas elles restent unies et donnent naissance à un seul organisme composé.

Si ces considérations sont fondées, il semble que l'on soit en droit d'accepter la vue générale suivant laquelle la reproduction sexuelle dérive de la conjugaison. Il faut supposer que dans une colonie de Protozoaires en train de devenir un Métazoaire, la faculté de se reproduire par spores s'est localisée dans certaines cellules définies, et, bien que la formation de spores par ces cellules ait été possible sans conjugaison préalable, que la conjugaison est cependant graduellement devenue la règle. La différenciation des cellules primitivement semblables, qui se conjuguent, en cellule mâle et en cellule femelle, s'est probablement produite à une époque très ancienne puisque, comme nous l'avons déjà vu, des indications d'une différenciation analogue se rencontrent chez certains Protozoaires vivants (Monades, Vorticelles, etc.). J'ai essayé de montrer dans le second chapitre que la fragmentation de la cellule en spores sans fécondation préalable est peut-être empêchée par l'expulsion du corps directeur.

Avec la différenciation de cellules germinatives spéciales qui prennent la place de l'individu entier dans l'acte de la conjugaison, il est devenu possible qu'un seul individu soit produit dans chaque cas de conjugaison. Des cellules germinatives peuvent être indéfiniment produites et la puissance reproductrice d'un seul individu est par conséquent illimitée, tandis que si deux individus entiers se conjuguaient et produisaient un seul nouvel organisme, le résultat serait la diminution au lieu de l'accroissement de la race (1).

(1) Dans le règne végétal, il y a de nombreux types de Thallophytes qui jettent une grande lumière sur les rapports de la reproduction sexuelle et de la conjugaison.

Il faut admettre que dans l'état actuel de nos connaissances le passage de la reproduction par spores consécutive à la conjugaison à la véritable reproduction sexuelle ne peut être tracé que d'une manière très spéculative, et qu'un progrès de nos connaissances peut montrer que les traits que j'ai essayé d'esquisser sont loin de représenter l'origine réelle de la véritable différenciation sexuelle. On peut faire intervenir dans le rapprochement des deux phénomènes la conjugaison et la fusion singulière de deux individus pour former le *Diplozoon paradoxum*. Cette fusion consiste simplement en ce que les deux individus conjugués atteignent ensemble la maturité sexuelle. Il ne me semble pas probable que cette conjugaison ait aucun rapport avec la conjugaison des Protozoaires, mais le contraire doit être considéré comme possible.

Il n'est pas facile de décider lequel est primitif de l'état hermaphrodite ou de l'état dioïque, ou bien, en d'autres termes, si les deux cellules conjuguées dont j'ai supposé que les produits sexuels tiraient leur origine sont dérivées primitivement d'une ou de deux colonies de Protozoaires. En s'appuyant sur des considérations purement à priori, il semble probable qu'elles se sont originairement formées dans une seule colonie et que leur dérivation de deux colonies ou de deux individus est apparue lorsque le spermatozoïde est devenu mobile. Il ne peut pas y avoir de doute que l'état dioïque ne soit très ancien et que la plus grande partie des cas actuels d'hermaphrodisme ne soient secondaires.

Ces considérations semblent indiquer que les cellules mâle et femelle étaient primitivement homodynames, conclusion qui est du reste mise en évidence par l'histoire de leur développement.

Bien que les divers modes de reproduction des Métazoaires aient été classés dans les groupes sexuel et asexuel, il y a cependant un procédé de reproduction asexuelle qui doit être réuni au mode sexuel plutôt qu'au mode asexuel. Je veux parler de la *parthénogénèse* qui

Voici quelques-uns des cas les plus frappants. Chez le *Pandorina* à l'époque de la reproduction sexuelle, chacune des cellules qui entrent dans la constitution d'une colonie se divise en seize et les produits de sa division sont mis en liberté. Ils se conjuguent deux à deux et se fusionnent d'une manière permanente. Après un stade de repos le protoplasma sort de son enveloppe après s'être divisé en deux ou quatre parties. Chacune d'elles se divise alors en seize cellules cohérentes et constitue une nouvelle colonie de *Pandorina*. — Chez l'*Œdogonium*, la fécondation est effectuée par un spermatozoïde qui se fusionne avec une oosphère (œuf). L'oosphère fécondée (oospore) subit ensuite la segmentation comme l'œuf d'un animal, mais les segments, au lieu de s'unir pour former un seul organisme, se séparent les uns des autres, chacun d'eux donnant naissance à un nouvel individu (zoospore) qui se développe en un *Œdogonium parfait*. — Chez le *Coleochæte*, la fécondation et la segmentation ont lieu à peu près comme chez l'*Œdogonium*, mais les segments restent unis, acquièrent des parois cellulaires définies et forment un seul embryon. Il y a en réalité chez le *Coleochæte* une véritable reproduction sexuelle du type ordinaire *.

* Voyez : S. H. Vines. On alternation of generation in the Thallophytes (*Journal of Botany*, Nov. 1879).

consiste essentiellement dans le développement de l'œuf en un nouvel individu sans fusion préalable avec l'élément mâle. Ce mode de reproduction, très peu répandu dans le règne animal puisqu'il est limité aux Arthropodes et aux Rotifères, est sans aucun doute dérivé secondairement de la reproduction sexuelle. Les conditions dans lesquelles il se produit seront discutées dans le second chapitre.

Il est à remarquer que dans certains cas l'absence de fécondation amène la production de mâles (Abeille, *Nematus ventricosus*, etc.) ; plus généralement il en résulte la production de femelles seulement et il y a très souvent chez les Arthropodes une série de générations successives de femelles, toutes produisant des œufs qui se développent par parthénogénèse en femelles ; à un certain moment, cependant, d'ordinaire en rapport direct ou indirect avec un changement de nourriture ou de température, ou d'autres conditions, des œufs sont produits qui sans fécondation donnent naissance à la fois à des mâles et à des femelles.

Les véritables modes asexuels de reproduction chez les Métazoaires consistent dans le fractionnement et le bourgeonnement. Le bourgeonnement est de beaucoup le plus largement répandu des deux. Quelque divers que soient les procédés suivant lesquels il se produit, il semble cependant que des cellules dérivées de tous les feuillets germinatifs et très souvent de tous les organes importants de l'adulte prennent part à la formation du bourgeon. Je n'ai pas l'intention d'entrer dans les détails de la marche du phénomène, détails qui sur beaucoup de points demandent une élucidation plus complète.

Le bourgeonnement est beaucoup plus commun parmi les formes simples que parmi les formes d'organisation élevée. Il semble avoir été surajouté à la reproduction sexuelle dans un grand nombre de cas différents d'une manière indépendante.

Tandis qu'il n'y a pas de difficulté à comprendre comment la gemmation a pu apparaître dans des types simples tels que les Cœlentérés, la manière dont elle a pris origine chez certaines formes d'organisation élevée comme, par exemple, chez les Ascidiens, est quelque peu obscure, mais il semble probable qu'elle a commencé par la division du germe en voie de développement en deux ou un plus grand nombre d'embryons à une période très reculée encore de son évolution.

Une telle division du germe est, comme l'a montré Kleinenberg, normale chez le *Lumbricus trapezoïdes* (1) ; et Hæckel a fait voir qu'une division artificielle du germe des Siphonophores amène le développement de deux individus. Divers naturalistes ont mis en évidence que la production des monstres doubles est un phénomène de même nature. Tandis qu'il est presque impossible de comprendre comment la pro-

(1) Le cas du Pyrosome qui pourrait être cité sous ce rapport est probablement secondaire.

duction d'un bourgeon a pu s'effectuer pour la première fois chez l'adulte d'une forme d'organisation élevée, il n'est pas difficile de se représenter les étapes par lesquelles le fractionnement du germe a pu conduire définitivement à la formation de bourgeons chez l'adulte.

La coexistence de la reproduction sexuelle avec une multiplication asexuelle normale ou avec la parthénogénèse a conduit dans le règne animal à un phénomène remarquable désigné sous le nom d'*alternance des générations* (1).

Pour les détails des divers types d'alternance des générations et leur origine, le lecteur est renvoyé au corps de l'ouvrage ; mais quelques remarques générales sur la nature et l'origine du phénomène et sur la nomenclature employée dans sa description peuvent trouver avantageusement leur place ici. Les cas les plus simples sont ceux dans lesquels un individu qui se reproduit par génération sexuelle donne naissance à des individus asexués d'une organisation différente de la sienne qui reproduisent eux mêmes par bourgeonnement la forme sexuée de façon à compléter le cycle. Des cas de ce genre sont présentés par les Hydraires, les Annélides et les Tuniciers. Dans le cas des Tuniciers (*Doliolum*), deux générations asexuées différentes peuvent être interposées entre les générations sexuées. Dans tous ces cas l'origine du phénomène est facile à comprendre. Il semble, comme le cas des Annélides le montre avec évidence, que les ancêtres des espèces qui maintenant présentent une alternance de générations se reproduisaient originairement à la fois par génération sexuelle et par bourgeonnement, bien que la reproduction suivant ces deux modes n'eût probablement pas lieu à la même saison. Graduellement une différenciation s'est établie par laquelle la reproduction sexuelle est devenue l'apanage de certains individus qui dans la plupart des cas ne se reproduisaient pas asexuellement. Après que les deux modes de reproduction sont devenus propres à des individus séparés, la dissemblance dans le mode de vie nécessitée par la différence des fonctions a amené une différence d'organisation ; une alternance complète de générations s'est ainsi établie. Ce n'est pas là seulement de l'histoire spéculative puisque tous les passages entre l'alternance complète des générations et le simple bourgeonnement combiné avec la reproduction sexuelle peuvent se rencontrer dans les formes actuellement existantes.

L'alternance des générations telle qu'elle s'observe chez les Trématodes entoparasites et la plupart des Cestodes doit s'expliquer d'une manière un peu différente.

Il semble que dans ces formes parasites une métamorphose compli-

(1) On trouvera un excellent exposé de ce sujet dans l'article *Ovum* de Allen Thomson (*Cyclopædia* de Todd). On sait maintenant que la métamorphose des Echinodermes placée dans cet article parmi les générations alternantes n'en est pas un cas véritable.

quée ait d'abord résulté de la nécessité pour le parasite de s'adapter aux différents hôtes qu'il était forcé d'habiter, ses hôtes primitifs et subséquents étant sujets à être dévorés (1). La faculté de se reproduire par voie asexuelle, qui constitue évidemment un avantage immense pour un parasite, semble avoir été acquise à quelques-uns des stades de cette métamorphose ; l'alternance des générations s'est ainsi établie.

Une série presque parallèle à celle qui montre des générations sexuelles alternant avec des générations qui se reproduisent par bourgeonnement est formée par les cas où les générations sexuelles alternent avec des générations parthénogénétiques ou dans quelques cas même avec des larves se reproduisant soit sexuellement, soit par parthénogénèse.

Les meilleurs exemples connus de cette forme d'alternance de générations se rencontrent parmi les Insectes (2). Un cas simple est celui des Aphidiens. Les œufs pondus par les femelles fécondées donnent naissance à des formes organisées autrement que les parents, mais possédant un ovaire (3). Les œufs que cet organe produit se développent par parthénogénèse dans l'intérieur de l'oviducte, et tant qu'il y a de la nourriture en abondance et que la température est élevée, les générations qui se suivent sont toutes des formes parthénogénétiques. La chaleur et la nourriture venant à faire défaut, amènent la production de véritables mâles et femelles, le cycle est ainsi complété. Il nous faut supposer que la faculté que possèdent tant d'Insectes femelles de produire des œufs capables de se développer sans l'influence de l'élément mâle a été pour ainsi dire accaparée par sélection naturelle et a conduit à la production de formes parthénogénétiques vivipares par lesquelles tant que la nourriture est abondante, une économie évidente dans la reproduction est effectuée. La perpétuation des espèces pendant l'hiver est assurée par la production de mâles et de femelles, les femelles pondent à l'automne des œufs qui éclosent au printemps.

Les *Chermes* s'écartent moins de la condition primitive en ce que les générations parthénogénétiques pondent leurs œufs de la même manière que les générations sexuées. Chez les Insectes gallicoles (Cynipides) il y a fréquemment une alternance de générations de même ordre que celle des *Chermes*, sans formes vivipares. Les indi-

(1) L'apparition à la surface du globe des Vertébrés qui la plupart du temps faisaient leur proie d'animaux Invertébrés et n'étaient pas eux-mêmes aussi sujets à être dévorés a sans aucun doute eu une grande influence sur la métamorphose des Entoparasites, et entre autres résultats a fait que ces parasites atteignent d'ordinaire leur état sexué chez un hôte Vertébré.

(2) Pour les détails voyez le chapitre consacré aux Insectes.

(3) La distinction établie par Huxley entre les œufs et les pseudova ne me paraît pas acceptable dans la pratique.

vidus des différentes générations diffèrent dans tous les cas les uns des autres dans une certaine étendue.

Un exemple d'un second type d'alternance de générations parthénogénétiques et de générations sexuées est fourni par les cas des Chironomes et des Cecidomyes où les larves qui sortent des œufs de la femelle fécondée produisent par parthénogénèse des œufs véritables d'où naissent des formes qui quelquefois, après plusieurs générations à reproduction larvaire (Cécidomye), donnent naissance à la forme sexuée. L'explication est ici la même que dans le cas des Aphidiens et a son parallèle dans la série gemmipare due à la formation de bourgeons chez les formes larvaires de Trématodes, etc. Un fait très semblable a lieu chez l'*Ascaris nigrovenosa* (1), si ce n'est en ce que les formes larvaires qui se produisent et meurent ensuite sans se développer davantage, le font par un véritable processus sexuel. Ainsi il y a une alternance de générations sexuées adultes et larvaires. L'Axolotl est un exemple intermittent du même genre.

Comme on pouvait le prévoir d'après le mode suivant lequel les alternances de génération ont été établies, il n'est pas rare de rencontrer des phénomènes qui s'en rapprochent d'une manière incomplète. De tels rapprochements s'observent spécialement chez les Arthropodes où des alternances de générations sexuées et parthénogénétiques ont fréquemment lieu, chez lesquels les individus de différentes générations sont semblables entre eux (Psychides, Apus, etc.). Un autre rapprochement est présenté par les œufs d'hiver parthénogénétiques du *Leptodora* parmi les Phyllopodes qui donnent naissance à des larves Nauplius, tandis que les jeunes qui sortent des œufs d'été ne subissent pas de métamorphoses. De nombreux cas de transition se rencontrent également parmi les formes chez lesquelles il y a alternance de générations sexuées et gemmipares.

L'ensemble des faits auxquels il a été fait allusion dans les pages précédentes, peut être avantageusement réuni sous le nom d'alternance de générations, mais les cas d'alternance de deux générations sexuées ou de générations sexuées et parthénogénétiques sont appelés cas d'hétérogénie par Leuckart, Claus, etc., qui les opposent à l'autre forme d'alternance des générations. Si l'on adopte des termes spéciaux pour les deux ordres de générations alternantes, il conviendrait peut-être d'appeler *métagénèse* l'alternance de générations sexuées et gemmipares et de désigner sous le nom d'*hétérogamie* l'alternance de générations sexuées et parthénogénétiques.

Le terme nourrice (allemand *Amme*) employé pour désigner les générations asexuées dans la métagénèse peut être complètement abandonné avec avantage.

(1) Voyez le chapitre sur les *Nématodes*.

CHAPITRE PREMIER

L'ŒUF ET LE SPERMATOZOÏDE

L'OEUF.

L'histoire complète du développement d'un être quelconque constitue un cercle, on peut par conséquent en commencer l'exposition à n'importe quel point. Pour la commodité, l'œuf paraît être le point de départ le plus convenable. La question du feuillet germinatif dont il est originairement dérivé est traitée dans une partie subséquente de l'ouvrage ; le présent chapitre a pour objet son origine et son accroissement.

Histoire générale de l'œuf.

(1) Ed. van Beneden. Recherches sur la composition et la signification de l'œuf, etc. (*Mém. cour. de l'Acad. roy. des sciences de Belgique*, XXXIV. 1870).

(2) R. Leuckart. Artikel « Zeugung. » (R. Wagner's *Handwörterbuch d. Physiologie*, IV, 1853).

(3) Fr. Leydig. Die Dotterfurchung nach ihrem Vorkommen in d. Thierwelt u. n. ihrer Bedeutung (*Oken's Isis*. 1848).

(4) Ludwig. Ueber d. Eibildung in Thierreiche (*Arbeiten u. d. zool.-zoot. Institut Würzburg*, I, 1874) (1).

(5) Allen Thomson. Article « Ovum » in Todd's *Cyclopædia of Anatomy and Physiology*, V. 1859,

(6) W. Waldeyer. *Eierstock u. Ei.* Leipzig, 1870.

Tout œuf jeune (fig. 1) a le caractère d'une simple cellule. Il est formé par une masse de protoplasma nu (*a*) contenant dans son intérieur un noyau (*b*) dans l'intérieur duquel est un nucléole (*c*). Le noyau et le nucléole sont d'ordinaire désignés sous les noms de *vésicule germinative* (vésicule de Purkinje) et de *tache germinative* (tache de Wagner).

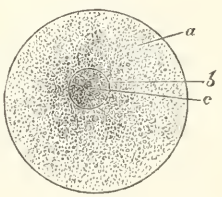


Fig. 1. — Diagramme de l'œuf (emprunté à Gegenbaur) (*).

L'œuf ainsi constitué est à l'origine ou bien une des cellules d'une agrégation ou d'une couche de cellules qui toutes ont la faculté de devenir des œufs, ou bien l'une d'un certain nombre de cel-

(1) Ce mémoire renferme un exposé très complet de la littérature.

(*) *a*, Protoplasma granuleux. — *b*, Noyau (vésicule germinative). — *c*, Nucléole (tache germinative).

lules détachées d'une masse polynucléaire de protoplasma non divisée en cellules séparées. Dans l'un et l'autre cas, les cellules qui ont la faculté de devenir des œufs peuvent être appelées *cellules germinatives* et dans le cas où les œufs se développent en définitive aux dépens d'une masse de protoplasma polynucléaire, celle ci peut recevoir le nom de *germigène*.

Dans quelques cas toutes les cellules germinatives deviennent des œufs, mais en règle générale, un petit nombre d'entre elles ont ce destin; le reste subissant diverses modifications sur lesquelles je reviendrai dans la suite.

Des recherches étendues ont montré que la distinction entre les cellules germinatives qui sont indépendantes dès l'origine et celles qui dérivent d'un germigène où le protoplasma polynucléaire n'est pas divisé en cellules est sans importance, et que des formes très voisines peuvent différer sous ce rapport. Il est d'ailleurs probable qu'un germigène de protoplasma polynucléaire est moins commun qu'on ne le suppose souvent eu égard à la grande difficulté que l'on rencontre à déterminer la structure des organes d'ordinaire décrits comme tels. Un germigène est attribué à la plupart des Platyelminthes, des Nématodes, des Discophores, des Insectes et des Crustacés.

Une distinction plus importante dans l'origine des cellules germinatives est celle fournie par leur situation. Sous ce rapport, on peut distinguer trois groupes : 1° les cellules germinatives peuvent former le revêtement d'un sac ou d'un tube, ayant la forme d'un syncytium ou d'un épithélium de cellules séparées (Platyelminthes, Mollusques, Rotifères, Echinodermes, Nematodes, Arthropodes) ; ou bien 2° elles peuvent former une partie différenciée de l'épithélium qui revêt la cavité générale du corps (Chétopodes, Géphyriens, Vertébrés); ou encore 3° elles peuvent former une masse placée entre les deux feuillets germinatifs primitifs contigus partout ailleurs (Cœlentérés) (1).

Des types de transition entre le premier et le second groupe ne sont pas rares. Ces types appartenant à proprement parler au second groupe, apparaissent par la formation d'un sac membraneux en continuité avec l'oviducte autour de la masse primitivement libre des cellules germinatives. Des exemples de cette disposition sont fournis par les Discophores, les Téléostéens, etc. Il est très probable que tous les cas qui rentrent dans le premier groupe peuvent être dérivés de types appartenant au second groupe.

Le mode de conversion des cellules germinatives en œufs est assez

(1) Chez tous les Métazoaires, les organes génitaux sont placés entre les feuillets germinatifs primitifs et la particularité que présente leur position chez les Cœlentérés tient à l'absence d'une cavité générale et d'un mésoblaste distinct.

varié. Avant que la transformation n'ait lieu, les cellules germinatives se multiplient souvent par division. La transformation elle-même comprend d'ordinaire un accroissement considérable de la cellule germinative et en général une modification dans le caractère de la vésicule germinative qui dans la plupart des œufs jeunes (fig. 2) est très grosse proportionnellement au corps de l'œuf. L'histoire la plus compliquée sous ce rapport est celle de l'œuf des Vertébrés (Voyez p. 51 et 52).

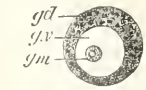


Fig. 2. — Œuf de *Carmarina* (*Geryonia*) *hastata* (copié d'après Hæckel) (*).

L'œuf à l'état jeune n'est évidemment rien autre chose qu'une simple cellule, et il reste tel jusqu'à la période où il atteint sa maturité.

Néanmoins les modifications qu'il subit dans le cours de son accroissement sont d'une nature très particulière et, consistant, comme cela arrive dans un grand nombre de cas, dans l'absorption d'autres cellules, ont conduit plusieurs biologistes à admettre que l'œuf est un élément composé. Il est par conséquent nécessaire de passer en revue les procédés par lesquels s'effectuent l'accroissement et la nutrition de l'œuf avant de traiter de sa structure aux diverses périodes de son histoire.

L'œuf se nourrit naturellement, comme toutes les autres cellules, aux dépens des fluides nutritifs ambiants, et des dispositions spéciales sont prises à cet effet en ce que l'ovaire est très fréquemment mis en rapport avec des canaux vasculaires. Mais outre ce mode de nutrition, une source de nutrition supplémentaire dont on trouvera les détails dans la partie spéciale de ce chapitre, est préparée pour lui dans les cellules germinatives qui ne deviennent pas des œufs.

Dans le cas le plus simple comme chez beaucoup d'Hydrozoaires (fig. 3) les cellules germinatives qui ne deviennent pas des œufs sont absorbées par l'œuf à peu près comme par un Amibe.

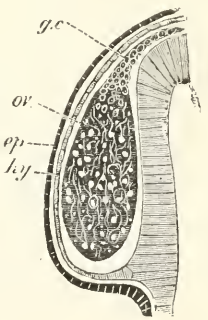


Fig. 3. — Gonophore femelle de *Tubularia mesembryanthemum* contenant un gros œuf (*ov*) et un grand nombre de cellules germinatives (*g,c*) (**).

Dans d'autres cas, l'œuf s'enveloppe d'une couche spéciale de cellules qui constitue alors ce que l'on appelle un *follicule*. Les cellules qui forment le follicule sont souvent des cellules germinatives comme chez l'Holothurie, les Insectes (fig. 15), les Vertébrés (fig. 19). Dans d'autres cas, elles semblent plutôt être des cellules du tissu conjonctif ambiant ou des cellules épithélioïdes, bien qu'il soit quelquefois difficile de tracer la limite entre des cellules de ce genre et les cellules germinatives. Des exemples de follicules formés par du tissu conjontif

(*) *gd*, corps de l'œuf.— *gv*, vésicule germinative. — *gm*, tache germinative.
(**) *ep*, épiblaste (Ectoderme), — *hy*, hypoblaste (Entoderme). — *ov*, œuf. — *gc*, cellules germinatives.

ordinaire sont fournis par l'*Asterias*, la Bonellie (fig. 16), les Céphalopodes (fig. 14), etc.

Une membrane entourant l'œuf sans revêtement cellulaire comme chez beaucoup d'Arachnides (voyez p. 45) n'a pas d'analogie réelle avec un follicule et ne mérite pas le même nom.

La fonction des cellules du follicule semble être d'élaborer des principes nutritifs pour l'accroissement de l'œuf. Les cellules du follicule ne sont pas en général absorbées directement par le corps de l'œuf, quoique dans certains cas comme chez la Seiche (Voy. p. 35) elles soient définitivement assimilées de cette manière.

Dans un grand nombre de cas, quelques-unes des cellules germinatives forment un follicule, tandis que d'autres constituent une masse renfermée dans le follicule, et destinée à servir d'aliment à l'œuf. Les Insectes fournissent les meilleurs exemples connus de cette disposition, mais la Piscicole, la Bonellie (?) peuvent aussi être citées comme présentant la même particularité. Chez les Craniotes (p. 51), quelques-unes des cellules germinatives qui ont subi certaines des modifications tendant à les transformer en œufs, servent définitivement d'aliment à l'œuf avant la formation du follicule, tandis que d'autres cellules germinatives forment plus tard l'épithélium folliculaire. Un cas particulier est celui des Platyelminthes (fig. 9) où une sorte de follicule est constituée par les cellules d'une partie de l'ovaire spécialement différenciée et appelée glande vitelline (vitellogène). Les cellules de ce follicule peuvent ou rester distinctes et continuer à entourer l'œuf après que son développement est commencé et servir ainsi de nourriture à l'embryon, ou bien sécréter des particules vitellines qui pénètrent directement dans le protoplasma de l'œuf.

Pour plus de détails sur les variations dans le mode de nutrition de l'œuf, le lecteur est renvoyé à la partie spéciale de ce chapitre. Qu'il suffise de dire qu'aucun des modes de nutrition connus n'indique que l'œuf devienne un corps composé pas plus que le fait qu'un Amibe se nourrit d'un autre Amibe n'implique que le premier Amibe a cessé d'être un organisme unicellulaire.

La constitution de l'œuf peut être considérée dans les trois parties suivantes :

(1) Le corps de l'œuf ;
(2) La vésicule germinative ;
(3) Les membranes enveloppantes.

Le corps de l'œuf. — Le corps de l'œuf est essentiellement constitué par un protoplasma doué d'une grande activité vitale. En règle générale il renferme en outre certaines matières étrangères qui n'ont pas

les propriétés vitales du protoplasma. La plus importante est connue sous le nom de *vitellus nutritif* et paraît être généralement formée par une matière albuminoïde.

Le corps de l'œuf est d'abord très petit comparativement à la vésicule germinative, mais il s'accroît d'une manière continue à mesure que l'œuf approche de la maturité. Il est d'abord presque dépourvu de vitellus nutritif, mais, excepté dans les cas rares où il fait presque entièrement défaut, le vitellus nutritif s'y dépose sous forme de granulations ou de sphères très réfringentes par l'activité propre du protoplasma pendant les périodes plus avancées de la maturation de l'œuf. Dans un grand nombre de cas, le protoplasma de l'œuf revêt une texture spongieuse ou réticulée, une substance vitelline fluide occupant les mailles du réseau. Les caractères du vitellus nutritif sont très variables ; un grand nombre de ses principales modifications sont décrites plus loin. Souvent il existe dans le vitellus un corps particulier désigné sous le nom de *noyau vitellin* (vésicule ou cellule embryogène de Balbiani) qui a très probablement des rapports avec la formation du vitellus nutritif. On le trouve chez un grand nombre d'Arachnides, de Myriapodes, d'Amphibiens, etc. (1).

La quantité relative et la distribution du vitellus nutritif importent plus pour le développement subséquent que ses variations de caractères. Dans un grand nombre de formes, sa répartition est asymétrique,

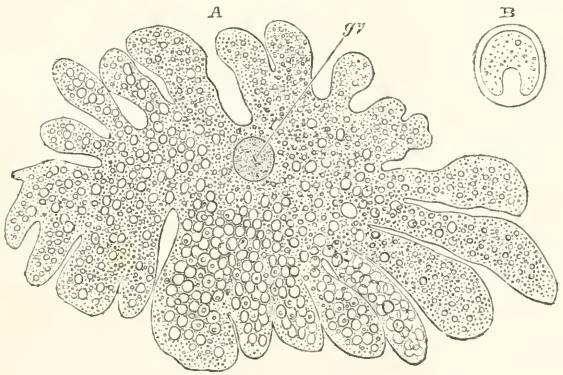


Fig. 4. — A, œuf de l'Hydre à l'état amœboïde avec des sphérules vitellines (pseudocelles) et de grains de chlorophylle (d'après Kleinenberg). — B. pseudocelle isolée (*).

le vitellus étant surtout concentré à un pôle de l'œuf, tandis que la vésicule germinative entourée par une couche spéciale du proto-

(1) Pour les détails relatifs au noyau vitellin, voyez Balbiani, *Leçons sur la génération des Vertébrés*, Paris, 1879. Dans cet ouvrage, l'auteur émet sur la nature et le rôle du noyau vitellin des vues très particulières qui ne me paraissent pas bien fondées.

(*) *gv*, vésicule germinative.

plasma relativement dépourvu de vitellus nutritif est située au pôle opposé. Chez les Arthropodes sa répartition est la plupart du temps symétrique. Des détails plus circonstanciés à ce sujet sont donnés à propos de la segmentation sur le caractère de laquelle la distribution du vitellus nutritif a une grande influence.

Le corps de l'œuf est d'ordinaire sphérique, mais pendant une période de son développement il présente quelquefois une forme amœboïde très irrégulière comme chez l'Hydre (fig. 4), ou l'*Halisarca*.

La vésicule germinative. — La vésicule germinative présente tous les caractères essentiels d'un noyau. Elle revêt une forme plus ou moins sphérique et est enveloppée par une membrane distincte qui semble cependant à l'état vivant être souvent de consistance visqueuse, semi-fluide, et être seulement durcie en membrane par l'action des réactifs (Fol). Le contenu de la vésicule germinative est en grande partie fluide, mais peut être plus ou moins granuleux. Les plus caractéristiques des parties qui la constituent sont cependant un réseau protoplasmique et les taches germinatives (1). Le réseau protoplasmique s'étend des taches germinatives à la membrane d'enveloppe, mais est surtout concentré autour des premières (fig. 5). La tache germinative forme un corps presque homogène creusé fréquemment d'une ou plusieurs vacuoles. Elle occupe souvent dans la vésicule germinative une situation excentrique et sa grande réfringence la rend d'ordinaire très visible. Dans un grand nombre de cas elle s'est montrée capable d'exécuter des mouvements amœboïdes (Hertwig, Eimer) et est en outre plus solide et plus fortement colorée par les réactifs que le reste des parties constituantes de la vésicule germinative.

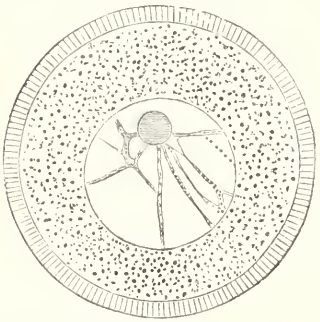


Fig. 5. — Œuf non mûr de *Toxopneustes lividus* (emprunté à Hertwig).

Dans un grand nombre de cas il y a seulement une tache germinative ou bien une tache principale et deux ou trois taches accessoires plus petites. Dans d'autres cas, par exemple chez les Poissons osseux, l'*Echinaster fallax*, l'*Eucope polystila*, il y a un grand nombre de taches germinatives presque égales qui paraissent résulter de la division ou de la prolifération endogène de la tache originaire. Quelquefois les taches germinatives sont placées immédiatement en dedans de la membrane de la vésicule germinative (Elasmobranches et *Sagitta*). Chez beaucoup de Lamellibranches, chez le Ver-de-terre et un grand

(1) Dans la vésicule germinative des très jeunes œufs, le réseau est souvent absent.

nombre de Chétopodes, les parties constituantes de la tache germinative se séparent en deux masses presque sphériques (fig. 12) qui restent en contiguité sur une faible partie de leur circonférence et sont fortement unies ensemble. La plus petite des deux parties est plus fortement réfringente que la plus grosse. Hertwig a montré que la tache germinative est souvent composée de deux parties constituantes comme dans ces cas, mais que la substance la plus fortement réfringente est en général complètement enveloppée par la substance la moins dense. D'après Fol la tache germinative fait défaut dans une espèce de *Sagitta*, mais ce fait doit être regardé comme douteux. Dans de jeunes œufs la dimension relative de la vésicule germinative est très considérable. Elle occupe d'abord une position constante dans l'œuf, mais à la maturité on la trouve toujours dans le voisinage immédiat de la surface. Son changement de position dans un grand nombre de cas s'accomplit pendant l'accroissement de l'œuf dans l'ovaire, mais dans d'autres cas n'a pas lieu jusqu'à ce que l'œuf soit pondu.

Lorsque l'œuf atteint la maturité, la constitution de la vésicule germinative subit des changements importants qui seront décrits dans le chapitre suivant.

Les membranes de l'œuf. — Un certain nombre d'œufs prêts à être fécondés sont des cellules nues sans aucune sorte d'enveloppe protectrice, mais, en règle générale, l'œuf est enveloppé par une membrane d'une nature quelconque. Ces enveloppes présentent une grande variété dans leur structure et leur origine et peuvent être commodément (Ludwig, n° 4) divisées en deux groupes, savoir : celles qui dérivent du protoplasma de l'œuf lui-même ou de son follicule, et qui peuvent être appelées *membranes ovulaires primaires,* et celles qui sont formées par les parois de l'oviducte ou d'une autre manière, comme la coquille de l'œuf d'un oiseau ; on peut les appeler *membranes ovulaires secondaires.*

Les membranes ovulaires primaires peuvent à leur tour être divisées en deux groupes (Ed. Van Beneden, n° 1), celles formées par le protaplasma de l'œuf, auxquelles le nom de *membranes vitellines* sera appliqué ; et celles formées par les cellules du follicule, que l'on désignera sous celui de *chorion.*

Les membranes ovulaires secondaires sont décrites avec l'exposé systématique du développement des différents groupes. Elles coexistent en général avec les membranes primaires bien que dans quelques types (Mollusques Céphalophores, beaucoup de Platyelmintes, etc.), elles constituent les seules enveloppes protectrices de l'œuf.

Les membranes vitellines ou sont des membranes simples et sans structure ou présentent de nombreux pores rayonnés. Les membranes de ce dernier genre sont très largement répandues (Echinodermes,

Géphyriens, Vertébrés), (voy. fig. 5 et 7). La fonction des pores paraît être nutritive ; ou ils servent à l'émission de prolongements en forme de pseudopodes du protoplasma de l'œuf, comme l'a très bien démontré Selenka dans le cas du *Toxopneustes* (fig. 6), ou ils admettent (?) des prolongements des cellules épithéliales du follicule (Vertébrés). Leur présence est en réalité probablement causée par l'existence de ces prolongements qui empêchent un dépôt continu de la membrane. Le nom de *zona radiata* sera appliqué aux membranes perforées de ce genre. Deux membranes vitellines, l'une perforée et l'autre homogène peuvent coexister à la fois par exemple chez les Sipunculides et les Vertébrés (fig. 7).

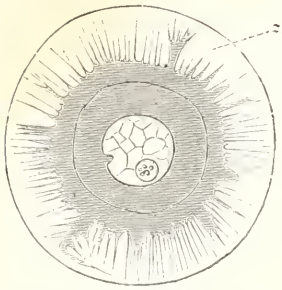


Fig. 6. — Œuf de *Toxopneustes variegatus* avec les prolongements en forme de pseudopodes pénétrant la zona radiata *zr* (d'après Selenka).

Le chorion est souvent orné de diverses saillies, etc. Il est dans un grand nombre de cas douteux si une membrane donnée est un chorion ou une membrane vitelline.

Toutes les membranes qui entourent l'œuf peuvent être pourvues d'un orifice spécial désigné sous le nom de *micropyle*. Le micropyle est loin d'exister dans la majorité des types et il n'y a aucune homologie entre les divers orifices appelés de ce nom. Les micropyles ont deux fonctions différentes : 1° aider à la nutrition de l'œuf pendant son développement, ou 2° permettre l'entrée du spermatozoïde. Les deux fonctions peuvent dans certains cas coexister. Les micropyles du premier genre sont développés au point d'attache de l'œuf à la paroi de l'ovaire ou à son follicule. De bons exemples de cette sorte de micropyles sont présentés par les Lamellibranches (fig. 12), les Holothuries et un grand nombre d'Annélides (*Polynoe*, etc.) Le micropyle des Lamellibranches (p. 34) sert probablement aussi à admettre les spermatozoïdes. Le second type de micropyle se rencontre chez beaucoup d'Insectes, de Téléostéens, etc.

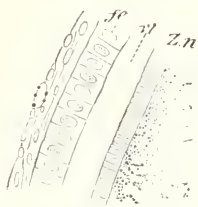


Fig. 7. — Coupe d'une partie de la surface d'un œuf d'une femelle non adulte de *Scyllium canicula* (*).

Histoire spéciale de l'œuf dans les différents types.

COELENTÉRÉS.

(7) Ed. Van Beneden. De la distinction originelle du testicule et de l'ovaire (*Bull. Acad. roy. Belgique*, 3e série, XXXVII. 1874).

(*) *fe*, épithélium du follicule. — *vt*, membrane vitelline. — *Zn*, zona radiata. — *yk*, vitellus avec réseau protoplasmique.

(8) R. et O. Hertwig. *Der Organismus d. Medusen.* Iena, 1878.
(9) N. Kleinenberg. *Hydra.* Leipzig, 1872.

Chez les Cœlentérés, les œufs se développent dans des organes imparfaitement spécialisés qui sont situés dans diverses parties du corps, pour la plupart entre l'épiblaste et l'hypoblaste.

Chez l'Hydre, l'endroit où les œufs se développent se spécialise seulement à l'époque où un œuf est sur le point de se former. Sur un ou plusieurs points, les cellules interstitielles de l'épiblaste augmentent en nombre, et forment une protubérance de cellules germinatives que l'on peut appeler l'ovaire. Dans cet ovaire, un seul œuf se développe par l'accroissement spécial d'une cellule (Kleinenberg, n° 9). Dans les gonophores libres ou attachés des Hydrozoaires, les œufs apparaissent ou autour des parois de l'estomac ou des canaux radiaires, ou autour d'autres parties du système gastro-vasculaire.

Leurs rapports étroits avec les canaux gastro-vasculaires, sont probablement déterminés par la plus grande facilité de nutrition qui résulte de cette disposition (Hertwig, n° 8).

Chez les formes de Méduses permanentes (Acalèphes), les œufs ont des relations semblables avec le système gastro-vasculaire. Dans le groupe des Actinozaires, les œufs se développent d'ordinaire entre l'épiblaste et l'hypoblaste dans les parois des mésentères gastriques. Dans le groupe des Cténophores, la situation des œufs est en rapport étroit avec les canaux périphériques du système gastro-vasculaire qui suivent la base des bandes ciliées. Il y a parmi les Cœlentérés de nombreux exemples d'œufs qui conservent à l'état de maturité la constitution très simple qui a été décrite, comme caractéristique de tous les œufs jeunes, et qui sont, après être pondus, absolument dépourvus de toute trace de membrane vitelline ou de chorion. Dans beaucoup d'autres cas, tant parmi les Méduses que parmi les Siphonophores ou les Cténophores on peut distinguer dans l'œuf deux parties. La partie externe est constituée par un protoplasma dense, tandis que la partie interne est formée par un réseau, ou plus exactement une trame spongieuse de protoplasma renfermant dans ses mailles une substance plus fluide (fig. 8).

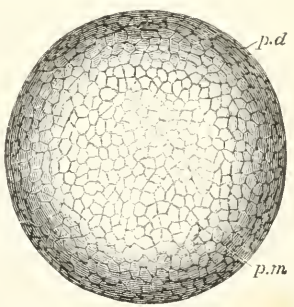


Fig. 8. — Œuf mûr d'*Epibulia aurantiaca*. La vésicule germinative est devenue invisible sans réactifs (emprunté à Metschnikoff. — Entwicklung der Siphonophoren, in *Zeitschrift f. wiss. Zool.* XXIV, 1874) (*).

Dans certains cas, l'œuf tout en gardant la constitution qui vient d'être

(*) *p.d*, couche périphérique de protoplasma plus dense. — *p.m*, aire centrale consistant en une trame protoplasmique.

décrite s'entoure d'une membrane très délicate. Telle est la constitution de l'œuf mûr de l'*Hippopodius gleba* parmi les Siphonophores (1) et des œufs de *Geryonia* parmi les Méduses permanentes (2). Les œufs mûrs des Cténophores présentent d'ordinaire une structure semblable (3). Après la ponte on les trouve enveloppés d'une membrane délicate qu'un espace rempli de liquide sépare du corps de l'œuf. Celui-ci se compose de deux couches, l'une externe de protoplasma finement granuleux et l'autre interne consistant en une trame protoplasmique spongieuse renfermant dans ses mailles des sphères irrégulières. Ces dernières, d'après Agassiz, sont de nature grasse et il est probable que dans la plupart des cas où il existe un réseau protoplasmique celui-ci constitue seul le protoplasma actif, et que la substance qui remplit ses mailles doit être considérée comme une forme de vitellus nutritif ou deutoplasma bien qu'elle semble quelquefois avoir la faculté d'assimiler des particules vitellines plus consistantes.

La membrane qui entoure l'œuf d'un grand nombre de Cœlentérés est probablement une membrane vitelline.

Les œufs des Hydrozoaires tirent leur origine, dans la plupart des groupes du moins (4), de la couche la plus profonde de l'épiblaste (couche interstitielle de Kleinenberg). Les cellules interstitielles de la région ovarique forment des cellules germinatives primaires et par un excès de nutrition, certaines d'entre elles dépassent leurs voisines et deviennent de jeunes œufs. A cet état, les œufs diffèrent des œufs complètement développés qui viennent d'être décrits, principalement en ce que la vésicule germinative est entourée d'une quantité proportionnellement moindre de protoplasma. Ils s'accroissent dans des proportions considérables, aux dépens des cellules germinatives qui ne se transforment pas en œufs.

Les œufs d'un grand nombre de Cœlentérés subissent des changements de nature plus complexe avant d'atteindre leur développement complet. L'œuf de l'Hydre peut être pris pour type de ces cas. L'ovaire de l'Hydre (Kleinenberg, n° 9) est constitué par des cellules germinatives anguleuses et aplaties dont aucune ne peut d'abord se distinguer des autres. Par les progrès de l'accroissement, l'une des cellules occupant une position centrale, vient à se distinguer de ses voisines par ses dimensions plus grandes et sa forme de coin. Elle constitue le seul œuf de l'ovaire. Après être devenue proéminente, elle augmente rapidement en dimension, et émet des prolongements irréguliers. La

(1) Metschinkoff. *Zeitschrift f. wiss. Zoologie*, XXIV. 1874.

(2) Hermann Fol. *Jenaische Zeitschrift*, VII.

(3) Kowalewski. Entwicklungsgeschichte der Rippenquallen (*Mém. de l'Acad. d. Pétersbourg*, 1866) et Alex. Agassiz. Embryology of the Ctenophoræ (*Amer. Acad. of Science and Arts*, X, n° 111).

(4) L'opinion émise par van Beneden, suivant laquelle les œufs ont une origine endodermique (hypoblastique) n'est vraie, comme on l'a montré, au moins que pour certains groupes. La question tout entière des feuillets qui donnent naissance aux produits génitaux des Cœlentérés est encore entourée d'une grande obscurité.

vésicule germinative, qui pendant un temps considérable ne subit aucune modification, commence aussi à la fin à s'accroître, et la tache germinative nettement définie qu'elle contient, disparaît complètement, après avoir acquis une certaine dimension. Après l'atrophie de la tache germinative, il apparaît au milieu de l'œuf un certain nombre de granulations vitellines arrondies.

La forme de l'œuf devient plus irrégulière, et outre les granulations vitellines, des granulations de chlorophylle se développent dans son intérieur. Une nouvelle tache germinative de forme circulaire apparaît aussi dans la vésicule germinative. Des prolongements protoplasmiques sont ensuite émis dans toutes les directions, donnant à l'œuf un caractère amœboïde (fig. 4). La forme amœboïde de l'œuf a sans aucun doute pour but de lui donner une plus grande surface d'absorption. En même temps que l'œuf prend la forme amœboïde, il apparaît dans son intérieur un grand nombre de corps singuliers. Ce sont des vésicules entourées d'une paroi épaisse qui porte un prolongement conique pénétrant dans leur intérieur qui est rempli de liquide (fig. 4, B). Ces corps sont formés directement aux dépens du protoplasma de l'œuf et doivent être comparés, tant au point de vue morphologique qu'au point de vue physiologique, aux sphérules vitellines d'un œuf tel que celui de l'Oiseau. Ils ont été appelés pseudocelles par Kleinenberg, et se retrouvent, avec des caractères légèrement variables, dans un grand nombre d'œufs d'Hydrozoaires.

Ils apparaissent d'abord sous forme de petites granulations très réfringentes dans lesquelles se forme une cavité qui est d'abord centrale puis est enfin repoussée vers un côté par la formation d'un prolongement conique de la paroi de la vésicule.

Lorsque l'accroissement de l'œuf est terminé, les prolongements amœboïdes se rétractent peu à peu et l'œuf prend une forme sphérique, tout en continuant d'être enveloppé par ce qui reste des cellules de l'ovaire. Il est important de noter que pendant tout son développement, l'œuf de l'Hydre garde le caractère d'une cellule simple et que les pseudocelles et autres formations qui apparaissent dans sa substance ne tirent pas leur origine de l'extérieur et ne fournissent pas le moindre argument pour regarder l'œuf comme un organe composé de plus d'une cellule.

Le développement des œufs des Tubularidés, que beaucoup d'observateurs ont supposé présenter des particularités très spéciales, est essentiellement du même type que celui de l'Hydre ; mais la vésicule germinative reste toujours très petite et difficile à observer. Il est très instructif d'étudier dans ce type le mode de nutrition de l'œuf. Ce mode de nutrition est actif et ressemble beaucoup à la manière dont un Amibe se nourrit d'autres organismes. Autour de chacun des

gros œufs de l'ovaire, on voit un certain nombre de cellules germinatives (fig. 3); la limite entre ces cellules et l'œuf n'est pas distincte. Immédiatement auprès du bord de l'œuf, les petites cellules ont commencé à subir des changements régressifs, tandis qu'à quelque distance de l'œuf, elles sont entièrement normales (*g. c.*) (1).

PLATYELMINTHES.

(10) P. Hallez. *Contributions à l'histoire naturelle des Turbellariés.* Lille, 1879.
(11) S. Max. Schultze. *Beiträge z. Naturgeschichte d. Turbellarien.* Greifswald, 1851.
(12) C. Th. von Siebold. Helminthologische beiträge (*Müllers' Archiv,* 1836).
(13) C. Th. von Siebold. *Lehrbuch. d. vergleich. Anat. d. wirbellosen Thiere.* Berlin, 1848. Trad. franç. Paris, 1850.
(14) E. Zeller. Weitere Beiträge z. Kenntniss d. Polystomen (*Zeitschr. f. wiss. Zool.* XXVII, 1876).
(Voy. aussi Ed. Van Beneden, n° 1.)

Ce groupe dans lequel je comprends les Trématodes, les Cestodes, les Turbellariés et les Némertiens, a joué un grand rôle dans toutes les discussions relatives à la nature et à la composition de l'œuf. Le développement de l'œuf présente chez la plupart de ses représentants cette particularité que deux organes distincts prennent part à la formation de ce que l'on appelle d'ordinaire l'œuf. L'un de ces organes est désigné sous le nom d'*ovaire proprement dit* (germigène), l'autre sous celui de *vitellarium* ou glande vitelline (vitellogène). A l'avenir, le nom d'œuf sera réservé au produit du premier de ces organes. Chez les Trématodes, l'ovaire est un organe impair, en continuité directe avec l'oviducte, dans lequel débouchent les conduits de deux glandes vitellines paires.

L'ovaire a la forme d'un sac et présente dans certains cas une lumière centrale (*Polystomum integerrimum*). A l'extrémité aveugle de l'organe est situé le tissu germinatif. Cette partie est, d'après la description de la majorité des observateurs, formée d'une masse polynucléaire de protoplasma non divisé en cellules distinctes. Qu'il soit en réalité formé ou non de protoplasma indivis, il est absolument certain qu'un peu plus bas dans l'ovaire on trouve des cellules distinctes qui se sont détachées de la masse supérieure et sont formées d'un gros noyau, pourvu d'un nucléole et entouré d'une mince couche de protoplasma. Ces cellules sont les œufs jeunes. Elles prennent d'ordinaire une forme plus ou moins anguleuse par pression réciproque, et, dans le cas où l'ovaire a une cavité, forment une sorte de revêtement épithélial au tube ovarique. Elles deviennent de plus en plus

(1) Cette description des œufs des Tubularidés est fondée sur des coupes des gonophores du *Tubularia mesembryanthemum*. Le Dr Kleinenberg me fait savoir cependant que l'absence d'une limite distincte entre les cellules germinatives et l'œuf n'est pas ordinaire.

grosses en descendant dans l'ovaire, et quoique généralement nues sont dans certains cas (*Polystomum integerrimum*), entourées d'une délicate membrane vitelline. Enfin les œufs passent dans l'oviducte, deviennent libres, et en même temps prennent la forme sphérique.

Dans l'oviducte, l'œuf est enveloppé par des éléments remarquables dérivés de l'organe dont nous avons parlé sous le nom de glande vitelline. La glande vitelline consiste en un grand nombre de petites vésicules pourvues chacune d'un conduit spécial qui débouche dans le canal principal de la glande. Chaque vésicule est limitée par un épithélium de cellules pourvues de membranes à double contour et contenant des noyaux.

A mesure que les cellules vitellines vieillissent, des sphérules réfringentes se déposent dans leur protoplasma et masquent complètement le noyau ou le rendent difficile à voir. Dans le plus grand nombre des cas, la sécrétion de la glande vitelline est constituée par les cellules entières du revêtement des acini. Elles entourent l'œuf et autour d'elles se forme une coque ou une membrane. Dans quelques cas (par exemple chez le *Polystomum integerrimum*), les cellules vitellines conservent leur caractère cellulaire et leur vitalité jusqu'à ce que l'embryon ait acquis un développement avancé. Dans d'autres cas, elles perdent leur membrane et leur noyau, peu après la formation de la coque de l'œuf, et se résolvent en un liquide tenant en suspension un grand nombre de granulations vitellines. Une désorganisation partielle des cellules vitellines peut aussi avoir lieu avant qu'elles n'entourent l'œuf; dans certaines espèces de *Distomum* elles se liquéfient complètement avant de quitter la glande vitelline.

Il y a ainsi une série complète de passages entre le revêtement de l'œuf par des cellules distinctes et son revêtement par une couche de liquide tenant en suspension des sphérules vitellines. Ni dans un cas, ni dans l'autre, les éléments de revêtement ne prennent aucune part à la formation directe de l'embryon dans l'œuf. Au point de vue physiologique, ils jouent le même rôle que le blanc dans l'œuf de la Poule.

La coque de l'œuf qui est d'ordinaire formée par la sécrétion d'une glande coquillière spéciale débouchant dans l'oviducte montre quelques particularités dans les différentes espèces de Trématodes. Chez l'*Amphistomum subclavatum* elle présente à une de ses extrémités un épaississement percé d'un micropyle étroit. Dans d'autres cas l'une des extrémités se prolonge en un long appendice, quelquefois même les deux extrémités sont armées de cette manière. Des opercules et d'autres types d'armature se rencontrent également dans différentes formes.

Le mode de développement de l'œuf chez les Cestodes est à très peu près le même que chez les Trématodes.

L'œuf est enveloppé par la sécrétion habituelle de la glande vitelline et une

coque est toujours formée par la sécrétion d'une glande coquillière spéciale.

Chez les Turbellariés et les Némertiens, il y a de plus grandes variations dans la disposition des glandes génitales femelles que dans les types précédents. Dans la plupart des Rhabdocœles et des Dendrocœles d'eau douce, ces organes ressemblent dans leurs caractères fondamentaux à ceux des Trématodes et des Cestodes. Il existe un ovaire simple ou pair et une glande vitelline paire. La disposition générale des organes est montrée par la figure 9.

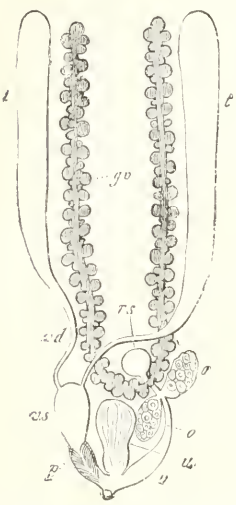


Fig. 9. — Appareil génital du *Vortex viridis* (empruntè à Gegenbaur, d'après Max Schultze) (*).

L'extrémité aveugle des ovaires est d'ordinaire (Ed. van Beneden, etc.) décrite comme formée par une base protoplasmique polynucléaire, mais Hallez (n° 10) a récemment soutenu que même à l'extrémité de l'ovaire, les cellules germinatives sont entièrement distinctes et non confondues ensemble.

A une ou deux exceptions près, les cellules vitellines sécrétées par le vitellarium conservent leur vitalité jusqu'à ce qu'elles soient avalées par l'embryon après le développement de sa bouche. Celles peu nombreuses qui ne sont pas avalées de cette manière se désagrègent. Ce sont des cellules granuleuses nucléées, et, comme l'a montré, le premier, von Siebold, remarquables par les mouvements amœboïdes dont elles sont le siège.

La structure des organes génitaux du *Prorhynchus* et du *Macrostomum* est d'une grande importance pour faire comprendre la nature du vitellarium.

Chez le *Prorhynchus*, il n'y a pas de vitellarium séparé, mais la partie inférieure du tube ovarien le remplace au point de vue fonctionnel comme au point de vue morphologique. L'œuf s'entoure de cellules vitellines qui, selon Hallez (n° 10), conservent longtemps leur vitalité. Selon Ed. van Beneden, des sphérules vitellines se forment dans le protoplasma de l'œuf lui-même en outre et indépendamment des cellules vitellines qui l'entourent. Chez le *Convoluta paradoxa*, un vitellarium spécial est considéré comme faisant défaut, quoique un dépôt de vitellus se forme autour de l'œuf (Claparède).

Chez le *Macrostomum* également, les glandes vitellines sont au plus représentées par une portion inférieure spécialisée du tube ovarien.

(*) *t*, testicule. — *vd*, canal déférent. — *vs*, vésicule séminale. — *p*, pénis. — *u*, utérus. — *o*, ovaire. — *v*, vagin. — *gv*, glande vitelline. — *rs*, réceptacle séminal.

Les œufs en descendant se remplissent de sphérules vitellines. D'après Ed. Van Beneden, ces sphérules se forment dans le protoplasma de l'œuf lui-même; mais ce fait est explicitement nié par Hallez qui les trouve formées par les cellules qui revêtent le tube ovarique qui, au lieu de conserver leur vitalité comme chez le *Prorhynchus*, se désagrégent et forment une masse granuleuse qui est absorbée par le protoplasma de l'œuf.

Chez le *Prostomum caledonicum* (Ed. van Beneden), les organes génitaux sont construits sur le même plan que chez les autres Rhabdocœles, mais les cellules qui forment la glande vitelline donnent naissance à des particules de vitellus qui pénètrent dans l'œuf et non à une couche de cellules vitellines entourant l'œuf.

Chez les Turbellariés Dendrocœles marins, les œufs se forment dans des sacs séparés épars dans le parenchyme du corps entre les diverticules du tube digestif. Les œufs y subissent leur développement complet sans l'intervention de glandes vitellines.

Les ovaires des Némertiens ressemblent plus à ceux des Dendrocœles marins qu'à ceux des Rhabdocœles. Ils consistent en une série de sacs situés des deux côtés du corps entre les prolongements du tube digestif. Les œufs se développent dans ces sacs d'une manière tout à fait normale et dans un grand nombre de cas se remplissent de sphérules vitellines qui apparaissent comme des différenciations du protoplasma de l'œuf. Les membranes protectrices des œufs n'ont pas été suffisamment étudiées. Dans quelques cas (1) il existe deux membranes, l'une interne et l'autre externe. La première revêtant immédiatement le vitellus, est très délicate, l'externe est plus épaisse et hyaline.

La constitution des organes génitaux femelles des Trématodes a été bien décrite pour la première fois par Von Siebold (n° 12). Il émit primitivement, quoique sans une très grande confiance, l'opinion que les vésicules germinatives étaient seules formées dans l'ovaire et que le protoplasma de l'œuf était fourni par la glande vitelline. Cette opinion a depuis longtemps été abandonnée, et Von Siebold lui-même (n° 13) a été le premier à reconnaître qu'il se forme dans l'ovaire des œufs véritables avec un corps protoplasmique contenant une vésicule et une tache germinatives. Les Trématodes n'ont pas cependant cessé de jouer un rôle important dans la formation des opinions courantes sur le développement de l'œuf et ont servi tout récemment de type à Ed. van Beneden pour l'exposition de ses vues générales à ce sujet

Son opinion consiste essentiellement à regarder la sécrétion des glandes vitellines qui dans la plupart des cas entoure simplement l'œuf comme homo-

(1) *Amphiporus lactiflorius* et *Nemertes gracilis*. Mac. Intosh. *Monograph of British Nemertines*. Ray Society.

logue avec les sphérules vitellines qui remplissent le protoplasma d'un grand nombre d'œufs : il considère ainsi la partie de l'ovaire où dans la plupart des formes les œufs reçoivent leur provision de particules vitellines comme équivalente au vitellarium des Platyelminthes. Il semble même considérer comme l'état primitif celui représenté chez les Cestodes, les Trématodes, etc., et admet que les types d'ovaire caractéristiques des autres formes sont dérivés secondairement de celui-ci par la coalescence de vitellarium originairement distinct avec l'ovaire proprement dit.

Cela me paraît être intervertir les rôles. A mon avis, le vitellarium doit être regardé comme l'avaient déjà suggéré Gegenbaur, Hallez, etc. comme une différenciation spéciale du tube ovarique primitivement simple et les cas qui viennent d'être cités du *Macrostomum* et du *Prorhynchus* me paraissent indiquer quelques-uns des degrés de cette différenciation. Chez le Macrostomum, les cellules de la partie inférieure de l'oviducte ont simplement pour rôle de fournir une sorte d'aliment à l'œuf sous forme de particules vitellines granuleuses, tandis que chez le *Prorhynchus* les cellules vitellines de la partie inférieure du tube ovarique forment à l'œuf un revêtement complet de cellules indépendantes. Si cette partie inférieure du tube ovarique venait à se développer en un diverticulum spécial, il se produirait ainsi un vitellarium normal. L'opinion que les sphérules vitellines sont de même nature que les cellules vitellines s'appuie principalement sur le cas du *Prostomum caledonicum* où le vitellarium produit ces particules vitellines qui remplissent l'œuf. Les cas du *Prorhynchus* et du *Macrostomum* rendent probable une explication différente de celui du *Prostomum caledonicum*. Le premier montre spécialement que, même lorsque des cellules vitellines normales entourent l'œuf, des particules vitellines peuvent encore se déposer d'une manière indépendante dans le protoplasma de l'œuf.

L'opinion la plus vraisemblable sur la nature du vitellarium est celle de Gegenbaur, Hallez, etc., suivant laquelle il doit être considéré comme une partie spécialement modifiée du tube ovarien. Dans cette hypothèse, la nature et la fonction des cellules vitellines reçoivent une explication très simple. On doit les considérer comme des cellules germinatives primitives telles que celles des ovaires de l'Hydre, du *Tubularia*, etc. qui ne se transforment pas en œufs. De même que ces cellules, elles peuvent dans certains cas (*Macrostomum*, *Prostomum*, etc.), servir directement à la nutrition de l'œuf. Dans d'autres cas, elles conservent leur indépendance et servent à la nutrition tardive de l'embryon. Dans l'un et l'autre cas, elles conservent la faculté possédée normalement par les œufs de former dans leur protoplasma des granulations vitellines.

ÉCHINODERMES.

(15) C. K. Hoffmann. Zur Anatomie der Echiniden u. Spatangen (*Niederländisch. Archiv. f. Zoologie*, I. 1871).

(16) C. K. Hoffmann. Zur Anatomie der Asteriden (*Niederländisch. Archiv. f. Zoologie*, II. 1873).

(17) H. Ludwig. Beiträge z. Anatomie d. Crinoïden (*Zeitschr. f. wiss. Zool.*, XXVIII. 1877).
(18) Joh. Müller. Ueber d. Canal in d. Eiern d. Holothurien (*Müller's Archiv.*, 1854).
(19) C. Semper. *Holothurien* (Leipzig, 1868).
(20) E. Selenka. *Befruchtung d. Eies v. Toxopneustes variegatus*, 1878.
(Voy. aussi Ludwig (n° 4), etc.)

Les œufs des Echinodermes présentent dans leur développement certains points dignes d'intérêt.

Les ovaires sont d'ordinaire enveloppés par une dilatation vasculaire spéciale. Chez les Astérides, les Echinides et les Holoturides, ces organes ont la forme de sacs spécialement entourés dans les deux premiers groupes et probablement le dernier par un sinus vasculaire constitué par une dilatation de l'un des vaisseaux génitaux. Chez les Crinoïdes, ils ont la forme d'un rachis creux complètement enveloppé par un vaisseau sanguin (fig. 11, *b*). La proximité des ovaires (organes génitaux) avec le système vasculaire chez ces formes a évidemment la même signification physiologique que la proximité des ovaires (organes génitaux) avec les canaux radiaires des Cœlentérés.

Chez les Astérides, les Echinides et les Holoturides, les ovaires ont la forme de sacs tapissés par un épithélium de cellules germinatives et les œufs sont formés par l'accroissement de ces cellules qui, quand elles ont atteint une certaine taille, se détachent de la paroi et tombent dans la cavité du sac ovarien. Chez le *Toxopneustes* (Selenka) et très probablement chez les autres formes, quelques-unes seulement des cellules épithéliales se transforment en œufs : les autres subissent des divisions répétées, et, comme dans tant d'autres cas, finissent par être employées à la nutrition des œufs vrais. Dans les œufs presque mûrs de l'*Asterias*, Fol a décrit un épithélium folliculaire aplati dont l'origine n'est pas connue.

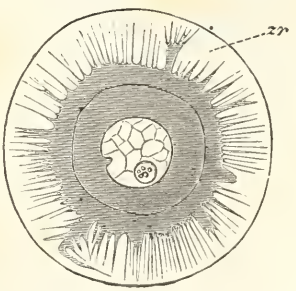


Fig. 10. — OEuf de *Toxopneustes variegatus* avec les prolongements en forme de pseudopodes du protoplasma pénétrant dans la zona radiata (*zr*) (d'après Selenka).

Chez l'Holothurie (Semper), la différenciation des cellules germinatives non destinées à devenir des œufs est poussée plus loin. Elles entourent la grosse cellule qui forme l'œuf véritable et lui constituent une sorte de capsule folliculaire. Cette capsule est rattachée par un pédoncule aux parois de l'ovaire et l'œuf est libre dans sa cavité excepté sur un point presque opposé au point d'attache de la capsule à l'ovaire où il adhère à la paroi capsulaire. Dans la suite, les cellules folliculaires qui forment la capsule, se confondent ensemble et constituent une membrane définie dans laquelle les noyaux restent seuls distincts. En dedans de la capsule, il se forme autour de l'œuf une zona radiata

albumineuse. Au point où l'œuf s'attache à sa capsule, cette membrane ne peut pas se développer et par conséquent reste incomplète. La perforation ainsi formée devient le micropyle de l'œuf d'Holothurie qui a été découvert pour la première fois par Joh. Müller. La membrane albumineuse qui vient d'être décrite pour les Holoturides se rencontre aussi chez les Astérides (fig. 5) et les Echinides. Dans ces groupes, il n'y a pas de micropyle véritable, bien que chez l'*Ophiothrix*, un pore nutritif perfore la membrane au point d'attache de l'œuf avant le moment où il devient libre (Ludwig). La formation de la zona radiata a été étudiée par Selenka. Elle est sécrétée par le protoplasma de l'œuf et présente une consistance gélatineuse ; après qu'elle est formée, la couche périphérique du protoplasma de l'œuf, émet des prolongements en forme de pseudopodes qui la traversent pour absorber les matières nutritives de l'extérieur. Ces prolongements sont d'abord larges et irréguliers, mais deviennent bientôt de plus en plus fins (fig. 10) et acquièrent une disposition régulièrement rayonnante. Ils se rétractent lorsque l'œuf est mûr, mais laissent cependant à la membrane un aspect finement radié, les stries radiaires étant en réalité des pores très fins.

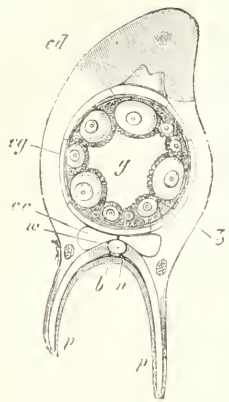


Fig. 11. — Coupe transversale d'une pinnule de Comatule à l'époque de la maturité sexuelle (empruntée à Gegenbaur, d'après Ludwig) (*).

Chez les Crinoïdes le rachis génital consiste en un tube dont l'épithélium est formé par les cellules germinatives primitives (fig. 11). Tandis que quelques-unes des cellules s'accroissent et deviennent des œufs, les autres fournissent les éléments d'un épithélium folliculaire qui entoure les œufs exactement comme chez les Holoturiens.

MOLLUSQUES.

Lamellibranches.

(21) H. Lacaze-Duthiers. Organes génitaux des Acéphales Lamellibranches (*Ann. sc. nat.*, 4e série, II. 1854).

(22) W. Flemming. Ueber d. er. Entwicklung am Ei d. Teichmuschel (*Archiv f. Mikr. Anat.*, X. 1874).

(23) W. Flemming. Studien üb. d. Entwickl. d. Najaden (*Sitz. d. k. Akad. Wiss. Wien.*, LXXI. 1875).

(24) Th. von Hessling. Einige Bemerkungen, etc. (*Zeitschr. f. wiss. Zool.*, V. 1854).

(25) H. von Ihering. Zur Kenntiss d. Eibildung bei d. Muscheln (*Zeitsch. f. wiss. Zool.*, XXIX. 1877).

(*) *p*, tentacule. — *g*, lumière du rachis génital. — *w*, canal aquo-vasculaire. — *n*, cordon nerveux. — *b*, vaisseau sanguin situé au-dessus du cordon nerveux et autour du rachis génital. — *c g.*, canal génital. — *c d.*, portion dorsale de la cavité générale. — *c v.*, portion ventrale de la cavité générale.

(26) Keber. *De introitu spermatozoorum in ovula*, etc. Königsberg.
(27) Fr. Leydig. Kleinere Mittheilung, etc. (*Müller's Archiv.* 1854.)

Gastéropodes.

(28) C. Semper. Beiträge z. Anat. u. Physiol. d. Pulmonaten (*Zeitsch. f. wiss. Zool.*, VIII. 1857).
(29) H. Eisig. Beitrage z. Anat. u. Entw. d. Pulmonaten (*Zeit. f. wiss. Zool.*, XIX. 1869).
(30) Fr. Leydig. Ueber Paludina vivipara (*Zeit. f. wiss. Zool.*, II. 1850).

Céphalopodes.

(31) Al. Kölliker. *Entwicklungsgeschichte d. Cephalopoden*. Zurich., 1844.
(32) E. Ray. Lankester. On the developmental History of the Mollusca (*Phil. Trans.*, 1875).

Lamellibranches.

Les œufs des Lamellibranches présentent plusieurs points dignes d'intérêt. Ils se développent dans des poches de l'ovaire qui sont tapissées par un épithélium germinatif aplati, ou quelquefois (?) par un syncytium. Quelques-unes des cellules de cet épithélium augmentent de volume et deviennent des œufs, mais restent attachées aux parois des poches par des pédoncules protoplasmiques. Autour de l'œuf apparaît dans certaines formes (Anodonte, *Unio*) une délicate membrane vitelline qui est incomplète au point où s'attache le pédoncule protoplasmique et par conséquent perforée par un orifice micropylaire (fig. 12). Lorsque l'œuf atteint sa maturité, un espace large rempli d'un liquide albumineux apparaît entre l'œuf et la membrane, mais l'œuf reste toujours attaché à la membrane autour du micropyle. Chez le *Scrobicularia* (von Jhering, n° 25) la membrane apparaît dès l'abord autour de l'œuf comme une couche albumineuse dont la partie externe se durcit plus tard en membrane vitelline. Dans cette forme également les poches ovariques étant remplies d'un grand nombre d'œufs, le pédoncule protoplasmique devient extrêmement long. Les œufs se détachent enfin par la rupture du pédoncule et la chute de la portion qui en reste attachée à la membrane vitelline. La fonction du pédoncule et du micropyle pendant le développement de l'œuf est sans aucun doute nutritive.

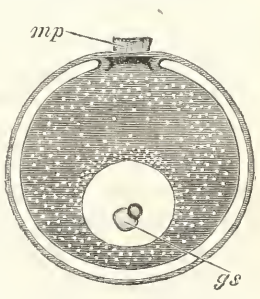


Fig. 12. — Œuf de dimensions moyennes d'*Anodonta complanata* (d'après Flemming) (*).

Chez l'Anodonte et l'*Unio*, des granulations vitellines semblables à celles qui se déposent dans le protoplasma de l'œuf, se rencontrent

(*) *mp*, micropyle. — *gs*, tache germinative.

également dans les cellules épithéliales des poches ovariques (Flemming, n° 22), et on ne peut guère douter qu'elles ne passent directement de ces cellules dans l'œuf. Ces cellules semblent par conséquent jouer à peu près le même rôle que les glandes vitellines de certains Turbellariés (*Prostomum caledonicum*). Chez le *Scrobicularia*, les granulations vitellines ne se rencontrent pas dans l'épithélium des poches ovariques, mais sont contenues dans le disque dilaté par lequel l'œuf est attaché à la paroi de la poche aussi bien que dans l'œuf lui-même.

Lorsque l'œuf se détache, le micropyle persiste comme un orifice qui probablement a pour rôle de laisser pénétrer les spermatozoïdes.

La forme et la configuration du micropyle sont très variables. Chez l'Anodonte et l'*Unio* c'est un organe saillant en forme de trompette qui après la fécondation se raccourcit et se réduit à un orifice qui finit par se boucher (fig. 12).

Dans d'autres formes c'est seulement une perforation de la membrane vitelline qui est quelquefois très large. Dans une espèce d'*Arca* que j'ai eu l'occasion d'observer à Valparaiso, elle était à peu près égale à la circonférence de l'œuf.

Les œufs des Lamellibranches ne sont pas seulement remarquables parce qu'ils possèdent un micropyle, mais aussi par certaines particularités du vitellus et de la vésicule germinative.

Chez les Moules d'eau douce (*Unio* et Anodonte) on trouve d'ordinaire dans les œufs jeunes et de taille moyenne, un corps lenticulaire particulier, le corpuscule de Keber, situé immédiatement en dedans du micropyle. Il est probablement d'une façon quelconque en rapport avec la nutrition de l'œuf, bien que le fait, qu'il n'est pas toujours présent, montre qu'il ne peut pas avoir une grande importance.

Un corps obscur trouvé par Von Jhering dans le voisinage de la vésicule germinative dans l'œuf mûr du *Scrobicularia* est probablement de même nature que le corpuscule de Keber. L'un et l'autre peuvent être placés dans la même catégorie que le noyau vitellin des œufs de l'Araignée et de la Grenouille.

Partout, excepté dans les très jeunes œufs d'Anodonte et d'*Unio*, la tache germinative se compose de deux sphères presque complètes réunies sur une faible partie de leur circonférence (fig. 12 *g s*). La plus petite de ces sphères a un indice de réfraction plus élevé que la plus grosse et renferme souvent une vacuole; les deux réunies semblent être les parties constituantes du nucléole primitif, séparées (bien que non par simple division). Un nucléole de ce caractère n'est pas constant chez les Lamellibranches, mais une séparation semblable des parties constituantes de la tache germinative a été trouvée par Flemming chez le *Tichogonia*, où cependant le corps le plus réfringent enveloppe une partie du moins réfringent à la manière d'une calotte.

Gastéropodes.

Les œufs des Gastéropodes se forment comme ceux des Lamellibranches, par le développement de cellules épithéliales des acini ou des poches de l'ovaire. Dans les formes hermaphrodites, les œufs et les spermatozoïdes sont produits dans les mêmes poches, quelques-unes des cellules épithéliales devenant des œufs, d'autres des spermatozoïdes. Les œufs se forment d'ordinaire sur la paroi de la poche, et les spermatozoïdes dans son intérieur (1) (Pulmonés, fig. 13 A), ou la différenciation des parties peut être poussée plus loin (fig. 13 B). Les œufs des Gastéropodes sont exceptionnels en ce que une membrane vitelline ne se développe autour d'eux que rarement ou jamais. L'œuf dans son trajet vers l'extérieur s'enveloppe de la sécrétion de la glande de l'albumine, qui se durcit extérieurement en une membrane spéciale.

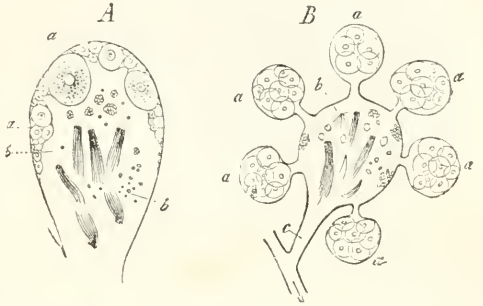


Fig. 13. — Follicules de la glande hermaphrodite des Gastéropodes (emprunté à Gegenbaur) (*).

Céphalopodes.

Lankester (n° 32) a fait connaître certains faits très intéressants sur la nutrition des œufs de la Seiche pendant leur accroissement. Les œufs se développent dans des poches de tissu conjonctif qui de bonne heure donnent naissance à une double capsule conjonctive pédonculée. Les cellules de la couche interne de cette capsule prennent bientôt un caractère épithélial et constituent un épithélium folliculaire défini, tandis qu'entre les deux couches, pénètre un réseau de vaisseaux sanguins. Après l'établissement de ces vaisseaux, l'épithélium folliculaire se replie d'une manière très remarquable (fig. 14). Les replis qui sont vus en coupe sur la fig. 14 *ic*, pénètrent dans le corps de l'œuf et le traversent presque complètement.

(1) C'est-à-dire que les cellules épithéliales qui se transforment en œufs restent attachées à la paroi jusqu'à la maturité tandis que celles (spermospores) qui se transforment en paquets de spermatozoïdes se détachent avant que les divers spermatozoïdes ne soient mis en liberté (*Trad.*).

(*) A, *Helix hortensis*. Les œufs (*a*,*a*) se développent sur la paroi du follicule et les masses séminales (*b*) à l'intérieur. — B, *Æolidia*. La partie testiculaire d'un follicule est entourée à la périphérie de sacs ovariques (*a*). — *c*, canal efférent commun.

De là résulte un accroissement énorme de la surface nutritive, tapissée par l'épithélium. Chaque repli est vascularisé dans toute son étendue. L'ensemble des replis de l'épithélium folliculaire dessine à la surface de l'œuf un réseau qui ressemble à un ouvrage de vannerie. Pendant que l'épithélium folliculaire garde cette disposition, ses cellules ressemblent aux cellules calyciformes d'une muqueuse et déversent leur protoplasma métamorphosé dans le corps de l'œuf.

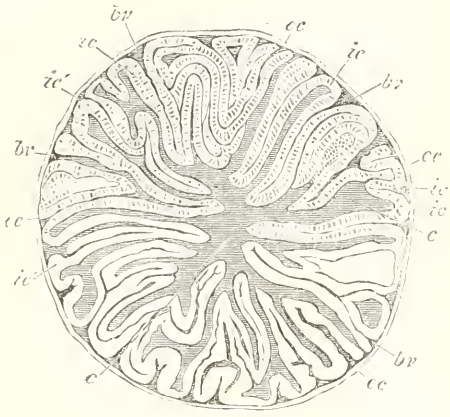


Fig. 14. — Coupe transversale d'un œuf ovarien de Seiche (d'après Lankester) (*).

Après que ce mode de nutrition a persisté pendant un certain temps, une transformation a lieu, et les replis disparaissent peu à peu. Cette modification est due à ce que les cellules épithéliales se détachent des replis pour pénétrer dans le protoplasma de l'œuf et sont assimilées après avoir conservé leur individualité, pendant une période plus ou moins longue. Lorsque la résorption des replis épithéliaux est complète, la surface de l'œuf reprend un contour parfaitement régulier. La capsule de l'œuf se rompt enfin au pôle opposé à son pédoncule et l'œuf tombe dans l'oviducte.

Les œufs des Céphalopodes, comme ceux des Gastéropodes, sont entièrement nus, ne possédant ni membrane vitelline, ni chorion. La capsule qui se forme autour d'eux, pendant leur passage dans l'oviducte, est perforée, chez la Seiche, d'un orifice micropylaire.

CHÉTOPODES.

(33) Ed. Claparède. Les Annélides Chétopodes du golfe de Naples (*Mém. de la Société de phys. et d'hist. nat. de Genève*, 1868-9 et 1870).

(34) E. Ehlers. *Die Borstenwürmer nach system. und anat. Untersuchungen.* Leipzig, 1864-68.

(35) E. Selenka. Das Gefasssystem d. *Aphrodite aculeata* (*Niederländisches Archiv f. Zool.*, II. 1873).

Les œufs des Chétopodes tirent leur origine, dans la plupart des cas, de groupes spécialisés des cellules épithéliales qui tapissent

(*) *oc*, membrane capsulaire externe. — *ic*, membrane capsulaire interne avec l'épithélium folliculaire. — *bv*, vaisseaux sanguins en coupe entre les membranes externe et interne de la capsule. — *c*, vitellus.

La coupe montre les replis de la capsule interne avec leur épithélium qui pénètrent dans la substance de l'œuf pour pourvoir à son alimentation.

certaines parties de la cavité du corps, groupes qui constituent un épithélium germinatif (fig. 15). Très souvent (Aphrodite, Arénicole), comme cela est si commun dans d'autres types, ces groupes de cellules germinatives entourent des vaisseaux sanguins. Dans quelques cas, l'épithélium germinatif s'épaissit pour former un organe compacte auquel les cellules les plus externes forment un revêtement membraneux plus ou moins bien défini (Oligochètes, etc.). Les œufs sont formés par l'accroissement, accompagné d'autres modifications de ces cellules germinatives. Pendant leur premier développement, les œufs sont fréquemment entourés par une capsule spéciale qui est souvent pédonculée et pourvue à son point d'attache d'un large orifice micropylaire. Chez l'Aphrodite et le *Polynoe*, cette disposition qui est évidemment en rapport avec la nutrition de l'œuf, se voit très facilement. L'œuf tombe dans la cavité du corps par la déhiscence de sa capsule ou la rupture du pédoncule. La capsule est toujours définitivement rejetée, mais une membrane vitelline se développe souvent après que l'œuf est mis en liberté dans la cavité du corps. La membrane vitelline du *Spio* et d'autres Polychètes est pourvue d'un anneau équatorial de vésicules ampulliformes.

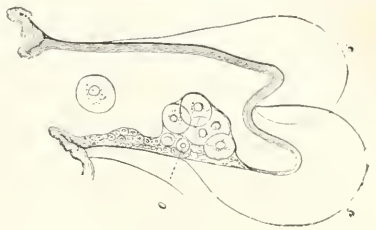


Fig. 15. — Parapode de *Tomopteris*. — *o*, Groupe de cellules germinatives tapissant la cavité générale (emprunté à Gegenbaur).

DISCOPHORES.

(36) H. Dorner. Ueber d. Gattung *Branchiobdella* (*Zeit. f. wiss. Zool.*, XV, 1865).
(37) R. Leuckart. *Die menschlichen Parasiten.*
(38) Fr. Leydig. Zur Anatomie von *Piscicola geometrica*, etc. (*Zeit. f. wiss. Zool.*, I, 1849).
(39) C. O. Whitman. Embryology of Clepsine (*Quart. Journ. of. Micr. Sc.*, XVIII, 1878).

L'ovaire des Discophores est formé par une masse de cellules enveloppées dans un sac membraneux. Chez la Branchiobdelle, dans l'axe central de cette masse est située une colonne de protoplasma nucléé qui produit par bourgeonnement les cellules elles-mêmes. Le développement de l'œuf se fait par l'accroissement, etc. de l'une des cellules périphériques qui finit par rompre la paroi du sac et être mise en liberté dans la cavité générale.

Chez la plupart des autres Sangsues (excepté la Piscicole et ses alliés), on rencontre une disposition du même genre que celle de la Branchiobdelle, mais plus spécialisée. Un ou plusieurs cordons ovulaires repliés sont libres dans un sac délicat, en continuité directe avec l'oviducte. Chaque cordon ovulaire est formé par un rachis cen-

tral (1) et une couche cellulaire périphérique. Les œufs se forment par l'accroissement des cellules périphériques, accompagné d'un dépôt de vitellus nutritif. Le vitellus nutritif semble se former dans le rachis plus activement même que dans le protoplasma des œufs. Lorsque les œufs sont mûrs, ils tombent dans le sac ovarique.

Chez la Piscicole, le développement de l'œuf présente quelques caractères qui lui sont propres, mais ressemble sous certains rapports à celui de la Bonellie (p. 39). Les œufs tirent leur origine des cellules germinatives primitives qui remplissent le sac ovarique. Les noyaux de ces cellules se multiplient et dans chaque cellule une couche périphérique nucléée se sépare de la masse centrale qui contient aussi des noyaux. Cette dernière partie se divise ensuite en cellules nombreuses, dont l'une forme définitivement l'œuf, et le reste constitue une masse de cellules qui le touchent comme chez la Bonellie (fig. 16). Cette masse de cellules finit par disparaître et sert probablement à la nutrition de l'œuf.

Les ovaires de la Sangsue semblent appartenir au type tubulaire, en ce que les œufs ne dérivent pas d'une partie de l'épithélium qui tapisse la cavité du corps; mais si, comme cela semble probable, les véritables affinités des Sangsues les rattachent aux Chétopodes, le développement d'une enveloppe autour des ovaires doit être de nature secondaire. Il faut noter que les œufs ne dérivent pas, comme dans l'ovaire tubulaire ordinaire, de l'épithélium revêtant le tube ovarique.

GÉPHYRIENS.

(40) Keferstein u. Ehlers. *Zoologische Beiträge.* Leipzig, 1861.
(41) C. Semper. *Holothurien*, 1868, p. 145.
(42) J. W. Spengel. Beiträge z. Kenntniss d. Gephyreen (*Beiträge a. d. zool. Station z. Neapel.*, I. 1879).
(43) J. W. Spengel. Anatomische Mittheilungen üb. Gephyreen (*Tagebl. d. Naturf. Vers.* München, 1877).

Chez les Géphyriens, comme chez les Chétopodes, les œufs dérivent des cellules qui revêtent le péritoine et souvent des cellules qui entourent des parties du système vasculaire (Bonellie, *Thalassema*). Dans un grand nombre de cas (Siponcle, Phascolosome, Échiure), la plus grande partie de l'accroissement de l'œuf a lieu après qu'il est mis en liberté dans la cavité générale.

Chez le Siponcle, les œufs dans la cavité générale sont entourés par un follicule qui se détache avant qu'ils n'arrivent à la maturité.

(1) Le rachis est décrit par Whitman (n° 39) et d'autres observateurs comme formé de protoplasma nucléé, mais de nouvelles observations sur ce point sont encore nécessaires.

Brandt nie l'existence de ce follicule ou plutôt sa nature cellulaire. Les observations de Spengel (n° 43) confirment l'exactitude de l'interprétation originale de Keferstein et Ehlers. Les follicules sembleraient se former après que les œufs sont mis en liberté. Chez le Phascolosome, il n'y a pas de follicule (Semper, Spengel).

Chez le Phascolosome et le Siponcle, il existe une membrane vitelline à pores rayonnées (*zona radiata*) et chez le premier la partie externe de cette enveloppe se sépare comme une membrane vitelline sans structure. La formation de l'une et l'autre de ces membranes par le protoplasma de l'œuf est rendue évidente dans le dernier cas par l'absence d'épithélium folliculaire.

Quelques observations intéressantes sur l'accroissement et l'origine de l'œuf ont été faites par Spengel.

Les œufs dérivent de certaines cellules (cellules germinatives) du revêtement péritonéal du vaisseau ventral superposé au cordon nerveux. Ces cellules qui sont très distinctes des éléments péritonéaux aplatis qui les entourent, se multiplient par division et forment de petites masses entourées par un follicule de cellules péritonéales et rattachées par un pédoncule au péritoine. La cellule centrale de chaque masse devient plus grosse que les autres qui se disposent autour d'elle comme des éléments columnaires ; elle n'est cependant pas destinée à devenir l'œuf. Au contraire, quelques-unes des autres cellules voisines du pédoncule augmentent de volume, et finalement l'une d'elles se distingue comme l'œuf par ses plus grandes dimensions et par le caractère de son noyau. Le reste des grandes cellules revient à la même taille que les cellules voisines. L'œuf se sépare alors plus ou moins de la masse des cellules germinatives, augmente rapidement de volume et forme bientôt la partie constituante la plus considérable du follicule (fig. 16 *ov*). Les autres cellules germinatives sont entièrement passives, et quoique, à l'exception de la cellule centrale, elles ne paraissent pas s'atrophier, elles constituent bientôt une proéminence relativement faible à la surface de l'œuf. Le follicule entier se détache enfin par la rupture du pédoncule et l'œuf achève de se développer dans la cavité générale. Il se forme une membrane vitelline et enfin l'œuf est entraîné dans l'oviducte (organe segmentaire). A ce moment ou un peu auparavant, les cellules du follicule en même temps que la masse germinative qui ne montre nulle part

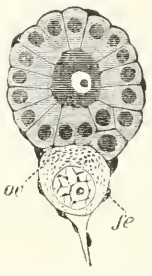


Fig. 16. — Follicule de Bonellie à un stade moyen de développement (d'après Spengel) (*).

(*) *ov*, œuf. — *fe*, épithélium folliculaire aplati.

aucune trace d'atrophie, se détachent et l'œuf est abandonné sans autre revêtement que sa membrane vitelline.

NÉMATODES.

(44) Ed. Claparède. De la formation et de la fécondation des œufs chez les vers Nématodes (*Mém. de la Soc. de phys. et d'hist. nat. de Genève*, XV, 1859).
(45) R. Leuckart. *Die menschlichen Parasiten.*
(46) H. Munk. Ueb. Ei- u. Samenbildung u. Befruchtung b. d. Nematoden (*Zeit. f. wiss. Zool.*, IX. 1858).
(47) H. Nelson. On the reproduction of *Ascaris mystax*, etc (*Phil. Trans.* 1852).
(48) A. Schneider. *Monographie d. Nematoden.* Berlin, 1866.

Les organes femelles consistent normalement en deux tubes aveugles qui se réunissent avant de s'ouvrir à l'extérieur. Chacun d'eux se divise en vagin, utérus, oviducte et ovaire. L'ovaire constitue l'extrémité aveugle du tube et est formé par une colonne protoplasmique commune tenant en suspension de nombreux noyaux. Le protoplasma se segmente autour des noyaux dans la partie supérieure du tube, les œufs ne se circonscrivent cependant que très graduellement et, comme leur délimitation commence à la périphérie de la colonne, ils restent attachés par des pédoncules, à un axe central dont une extrémité est libre. Ainsi se constitue un organe en forme de cordon, désigné sous le nom de *rachis*, qui consiste en un axe central, et une série d'œufs à demi circonscrits disposés radiairement alentour. Dans la partie inférieure de l'ovaire, les œufs s'isolent complètement et forment des cellules séparées.

Le protoplasma des œufs qui est transparent dans la portion terminale de l'ovaire, se remplit un peu plus bas dans la plupart des formes de sphérules vitellines, sécrétées dans le corps des œufs. Celles-ci commencent à apparaître à l'extrémité supérieure du rachis.

Dans quelques cas, comme chez le *Cucullanus elegans*, il ne se forme pas de sphérules vitellines. Chez les Oxyuridés, les œufs se détachent directement du syncytium terminal de protoplasma sans l'intervention d'un rachis, et se forment par conséquent de la même manière que chez les Trématodes, etc.

L'origine de la membrane qui entoure les œufs des Nématodes a été très discutée.

Au moment où l'œuf se détache du rachis, il n'existe pas de membrane ; mais il semble néanmoins, d'après les observations de Schneider que la région dans laquelle il s'est détaché est de consistance moindre que les autres parties et qu'il y a ainsi là une sorte de micropyle qui disparaît après la fécondation. Une membrane vitelline délicate apparaît alors et autour d'elle se forme plus tard une coque qui est d'ordinaire considérée comme due à une sécrétion des parois de l'utérus ; mais Schneider et Leuckart ont donné de fortes raisons pour faire croire que c'est en réalité une différenciation postérieure de la membrane vitelline due à l'activité propre du protoplasma de

l'œuf. La membrane originairement simple se sépare, en s'épaississant en deux couches. L'externe forme la véritable coque et la fécondation de l'œuf paraît précéder nécessairement sa production. Les parois de l'utérus sécrètent souvent une enveloppe albumineuse spéciale autour de la coque.

La coque présente dans un grand nombre de cas des ornements en relief ou des prolongements terminaux.

INSECTES.

(49) A. Brandt. *Ueb. das Ei u. seine Bildungsstätte.* Leipzig, 1878.
(50) T. H. Huxley. On the agamic reproduction and morphology of Aphis (*Linnean Trans.*, XXII. 1858). Voy. aussi *Manual of Invertebrated Animals.* 1877.
(51) R. Leuckart. Ueb. d. Micropyle u. den feinern Bau d. Schalenhaut bei den Insecteneiern (*Müller's Archiv.* 1855).
(52) Fr. Leydig. *Der Eierstock in die Samentasche d. Insecten.* Dresden, 1866.
(53) Lubbock. The ova and pseudova of Insects (*Phil. Trans.* 1859).
(54) Stein. *Die weiblichen Geschlechtsorgane d. Käfer.* Berlin, 1847.
(Conf. Claus, Landois, Weissmann, Ludwig (n° 4).

L'œuf des Insectes a été l'objet de nombreuses recherches et a joué un rôle important dans les discussions sur la nature de l'œuf.

Les ovaires sont des organes pairs, rarement reliés directement entre eux, consistant chacun en un nombre plus ou moins grand de tubes ovariques qui s'ouvrent dans un oviducte commun. Les oviductes s'unissent en un vagin pourvu d'ordinaire d'un réservoir séminal (spermathèque) et de glandes accessoires, sur lesquels il n'est pas nécessaire de s'arrêter davantage. Chaque ovaire est entouré par un revêtement péritonéal qui prend des caractères divers et forme, ou une trame lâche enveloppant tout l'organe, ou une tunique spéciale autour de chaque tube ovarique. Il est en continuité avec le revêtement péritonéal général. Chaque tube ovarique (fig. 17) se divise en trois parties : 1° un filament terminal ; 2° la chambre terminale ou germigène ; 3° le tube ovulaire proprement dit.

Le tube ovarique tout entier est limité par une tunique propre sans structure.

Les filaments terminaux sont de fins prolongements des extrémités des tubes ovariques se continuant d'ordinaire jusque dans le voisinage immédiat du cœur. A leurs extrémités, ils s'anastomosent souvent ou même s'unissent en un filament commun. Dans quelques cas ils font défaut. Ils sont formés par la continuation directe du germigène et ont la même structure histologique, ou, dans d'autres cas, sont simplement des prolongements de la tunique propre et servent de ligaments.

Le germigène comprend d'ordinaire deux parties, l'une supérieure, remplie de noyaux plongés dans le protoplasma, l'autre inférieure dans laquelle des cellules distinctes se sont différenciées.

La partie inférieure des tubes ovulaires est occupée par des œufs dont le développement est plus avancé à mesure qu'ils s'approchent

davantage de l'oviducte ; ces œufs occupent des chambres plus ou moins distinctement séparées l'une de l'autre par une constriction. Dans ces chambres, on rencontre dans la plupart des formes outre les œufs vrais un certain nombre de cellules nutritives. Les tubes ovulaires vrais sont en outre tapissés par une couche épithéliale qui se replie dans l'intérieur, et forme des cloisons plus ou moins complètes entre les chambres successives. Les points qui ont été particulièrement discutés sont : 1° les rapports de l'œuf avec le germigène, et 2° les rapports des cellules nutritives ou vitellines avec l'œuf. Il ne nous sera possible que d'effleurer en passant les discussions sur ces sujets.

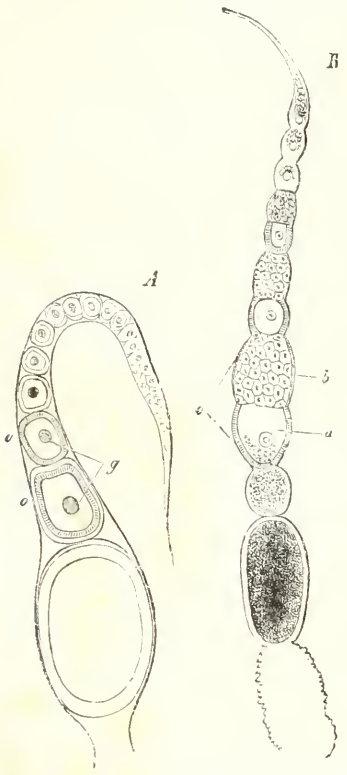


Fig. 17 (empruntée à Gegenbaur). — A, tube ovarique de la Puce (*Pulex irritans*) (d'après Lubbock) (*). — B. tube ovarique d'un Coléoptère (*Carabus violaceus*) (d'après Lubbock) (**).

Comme on vient de l'apercevoir, il existe deux types distincts d'ovaires, ceux qui ne possèdent pas de cellules nutritives ou vitellines et ceux qui en sont pourvus (1).

La formation de l'œuf est très simple dans le type dépourvu de cellules vitellines qui sera pour cette raison considéré le premier (fig. 17, A).

Le germigène est constitué par un grand nombre de noyaux plongés dans un ciment protoplasmique peu abondant. Dans la partie inférieure du germigène, les noyaux sont plus gros et se séparent de la masse supérieure de protoplasma nucléé comme des cellules distinctes formées par la vésicule germinative entourée d'une mince couche de protoplasma ; ce sont les œufs. En descendant dans le tube ovulaire, leur protoplasma augmente de volume, et ils sont isolés par des replis internes des cellules épithéliales dont l'origine est encore incertaine, qui forment autour de chaque œuf un follicule spécial, de sorte que le tube ovulaire est occupé par une seule rangée d'œufs enveloppés chacun d'un follicule épithélial (fig. 17, A). Plus les œufs sont gros, plus l'épithé-

(1) Pour la liste des genres qui possèdent et qui ne possèdent pas des cellules nutritives, voyez Brandt, pp. 47 et 48.

(*) *o*, œuf. — *g*, vésicule germinative.

(**) *o*, segment ovarique formé par un œuf *a* et une masse de cellules vitellines *b*.

lium des follicules est de forme columnaire. A mesure que les œufs approchent de l'extrémité inférieure du tube, ils augmentent de volume et leur protoplasma est de plus en plus rempli de particules vitellines.

Dans la partie inférieure du tube ovulaire, l'épithélium produit un chorion.

L'épithélium qui entoure chaque œuf a été décrit comme formant un follicule, ce qui implique qu'il descend dans le tube ovulaire avec l'œuf. Les observations de la majorité des auteurs sont cependant loin de mettre en évidence qu'il en soit ainsi, et en fait ils parlent en général de l'épithélium comme si ce n'était rien autre chose que le revêtement du tube ovulaire. Les considérations suivantes peuvent venir à l'appui de l'opinion qui est adoptée ici.

1° Il est très évident que la couche superficielle du germigène donne naissance aux cellules épithéliales en même temps que les couches plus profondes forment les œufs.

2° Le fait que l'épithélium envoie des prolongements dans l'intérieur du tube entre les différents œufs, semble rendre presque certain que cette partie de l'épithélium doit accompagner les œufs dans leur migration vers l'extrémité des tubes ovulaires.

3° L'épithélium donne sans aucun doute naissance au chorion, et étant donnée la structure particulière du chorion cela ne semble possible que dans l'hypothèse où l'épithélium accompagne les œufs dans leur migration vers l'extrémité du tube ovulaire.

4° Lorsque l'œuf est pondu, ou même auparavant, l'épithélium s'atrophie et ce qui en reste a été comparé aux corps jaunes.

Si l'opinion développée ici est exacte, l'épithélium correspond sans aucun doute à l'épithélium folliculaire des autres œufs et a la même origine que les œufs eux-mêmes.

Les ovaires pourvus de cellules vitellines diffèrent en apparence de ceux qui n'en possèdent pas, surtout en ce que chaque chambre ovarique d'un tube ovulaire contient deux sortes d'éléments d'ordinaire plus ou moins distinctement séparés. Ces deux éléments sont : 1° l'œuf à la partie inférieure de la chambre, et 2° à la partie supérieure de grosses cellules qui disparaissent peu à peu à mesure que l'œuf augmente de volume (fig. 17, B).

La partie supérieure du tube ovarique est formée, comme dans le type précédent, par une masse de protoplasma nucléé, mais les cellules germinatives qui s'y forment, ne deviennent pas toutes des œufs. Les cellules germinatives quittent le germigène par groupes et dans chaque groupe l'une des cellules se distingue d'ordinaire, dès l'origine, comme l'œuf; les autres forment les cellules nutritives. Dans la partie supérieure du tube ovarique, la masse de chaque paquet est très petite, et les paquets successifs sont très imparfaitement séparés les uns des autres par des constrictions. Peu à peu cependant, les cellules nutri-

tives et l'œuf augmentent de volume et alors, en règle générale (les Diptères font exception), une constriction vient diviser la chambre qui contient chaque groupe cellulaire, en une section supérieure renfermant les cellules nutritives et une section inférieure contenant l'œuf. L'œuf en descendant dans le tube ovarique, s'enveloppe graduellement d'une couche de cellules épithéliales qui, dans un grand nombre de cas, s'avancent dans l'intérieur du tube et séparent en partie l'œuf des cellules nutritives. Il n'est pas rare que l'épithélium semble se continuer comme une couche mince entre les cellules nutritives et la paroi du tube ovulaire.

Comme Huxley et Lubbock l'ont montré les premiers, le protoplasma de l'œuf se continue souvent en un cordon solide qui se termine librement entre les cellules nutritives et sert à faire pénétrer dans l'œuf les matériaux élaborés par elles. Il existe dans sa forme la plus primitive dans l'ovaire un peu aberrant du *Coccus*. Dans cet ovaire, la chambre terminale est remplie de cellules qui sont unies à un rachis central comme chez les Nématodes et le prolongement de l'œuf est en continuité avec ce rachis. Bien qu'il n'existe pas d'ordinaire avec une forme distincte, l'œuf est toujours en rapport avec les cellules vitellines, même lorsque l'épithélium folliculaire se replie dans l'intérieur du tube et les sépare presque complètement.

Le nombre des cellules nutritives varie depuis deux (une ?) jusqu'à plusieurs douzaines. Après avoir atteint un maximum, elles s'atrophient graduellement et enfin sont absorbées sans se fusionner en apparence directement avec l'œuf. La différence fondamentale entre les deux types de l'ovaire des Insectes, paraît être celle-ci. Dans l'un, toutes les cellules germinatives se développent en œufs, dans l'autre, la quantité est, pour ainsi dire, sacrifiée à la qualité, et le plus grand nombre des cellules germinatives sont modifiées pour servir à en nourrir quelques-unes. On ne sait pas encore bien si les cellules vitellines élaborent complètement les particules de vitellus ou transmettent seulement le nutriment à l'œuf.

Les membranes de l'œuf des Insectes présentent plusieurs points dignes d'intérêt, qui pour la plupart n'ont pas leur place dans le cadre de cet ouvrage. Il existe toujours un chorion formé comme un dépôt cuticulaire par les cellules du follicule, il présente souvent des ornements, de fines perforations, etc., et est dans un grand nombre de cas pourvu d'un micropyle développé, selon Leydig, à l'extrémité supérieure de l'œuf.

Son développement en ce point semble dû à ce que le follicule y est incomplet, de sorte que la membrane déposée par lui est aussi incomplète.

Dans un grand nombre de cas, on peut démontrer l'existence d'une véritable membrane vitelline (*Donacia*, etc.).

ARANÉIDES.

(55) Victor Carus. Ueb. d. Entwick. d. Spinneneies (*Zeit. f. wiss. Zool.*, II. 1850).
(56) V. Wittich. Die Entstehung d. Arachnideneies im Eierstock, etc. (*Müller's Archiv.* 1849).
(Conf. Leydig, Balbiani, Ludwig n. 4, etc.)

Les œufs d'un grand nombre d'Aranéides sont remarquables par la présence dans l'œuf du corps appelé noyau vitellin. Les œufs tirent leur origine des cellules épithéliales qui tapissent le sac ovarique. Certaines de ces cellules augmentent de volume et font saillie au dehors, entourées par la membrane sans structure de la paroi ovarique. Les pédoncules des saillies ainsi formées sont tournés vers la cavité de l'ovaire et fermés par les cellules épithéliales qui tapissent la paroi ovarique. Lorsque les œufs sont mûrs, ils passent de leurs sacs dans la cavité de l'ovaire. Le noyau vitellin qui apparaît de très bonne heure est un corps solide situé dans le protoplasma de l'œuf. Il ne se rencontre pas dans tous les genres d'Aranéides. Complètement développé, il montre à l'état frais une structure granuleuse, mais bientôt présente une stratification irrégulièrement concentrique qui devient plus accusée par l'addition des réactifs. Selon Balbiani, cette stratification est limitée aux couches périphériques, et à l'intérieur il y a un corps présentant tous les caractères d'une cellule (cellule ou vésicule embryogène). Le noyau vitellin se trouve encore dans l'œuf presque mûr, mais il disparaît toujours avant le commencement du développement. Il est probablement en rapport avec la nutrition de l'œuf, bien que nous ne connaissions rien de certain sur son rôle.

CRUSTACÉS.

(57) Aug. Weissmann. Ueb. d. Bildung von Wintereiern bei *Leptodora hyalina* (*Zeit. f. wiss. Zool.*, XXVII. 1876).
(Pour la littérature générale, voy. aussi Ludwig, n° 4 et Ed. Van Beneden, n° 1).

Parmi les nombreuses observations intéressantes sur les œufs des Crustacés, je m'arrêterai seulement à celles de Weissmann sur les œufs du *Leptodora*, forme de Cladocère bien connue.

Les phénomènes du développement de l'œuf dans cette forme présentent une grande analogie avec ce qui se passe chez les Insectes.

L'ovaire comprend : 1° un germigène contenant à son extrémité supérieure du protoplasma nucléé et plus bas des cellules germinatives en groupes de quatre, et 2° une portion formée de chambres successives dans chacune desquelles est une rangée de quatre cellules germinatives. De ces quatre cellules, la troisième seulement se développe en œuf; les autres lui servent d'aliment. Tel est le mode de développement pendant l'été. Dans l'hiver un plus grand nombre de cellules ger-

minatives doivent être sacrifiées pour le développement des œufs et il ne se produit un œuf que dans des chambres qui alternent avec des chambres stériles. Dans ces dernières où il ne se formera pas d'œuf, un revêtement épithélial s'établit d'abord autour des quatre cellules germinatives ; puis les quatre cellules se confondent et forment une masse sphérique de protoplasma. Des portions de cette masse se éparent comme des bourgeons et sont absorbées par les cellules du revêtement épithélial qui en même temps perdent leurs noyaux. Lorsque la masse centrale tout entière a été ainsi absorbée par les cellules épithéliales, ces dernières servent d'aliment à l'œuf d'hiver. L'œuf d'hiver complètement développé est formé par une masse centrale de vitellus nutritif et une couche superficielle de protoplasma.

CHORDATA.

Urochorda (Tuniciers).

(58) A. Kowalevsky. Weitere Studien üb d. Entwicklung d. Ascidien (*Archiv f. mikr. Anat.*, VII. 1871).

(59) A. Kowalevsky. Ueb. Entwicklungsgeschichte d. Pyrosoma (*Arch. f. mikr. Anat.*, XI. 1875).

(60) Kupffer. Stammverwandtschaft zwischen Ascidien und Wirbelthieren (*Arch. f. mikr. Anat.*, VI. 1870).

(61) Giard. Études critiques des travaux, etc. (*Archives de Zool. expériment.*, I. 1872).

(62) C. Semper. Ueb. d. Entstehung, etc. (*Arbeiten a. d. zool.-zoot. Institut Würzburg*, II. 1875).

Cephalochorda.

(63) P. Langerhans. Z. Anatomie d. *Amphioxus lanceolatus*, p. 330-3 (*Archiv. f. mikr. Anat.*, XII. 1876).

Craniotes.

(64) F. M. Balfour. On the structure and development of the Vertebrate Ovary (*Quart. Journ. of. micr. Science*, XVIII. 1878).

(65) Th. Eimer. Untersuchungen ü. d. Eier d. Reptilien (*Archiv. f. mikr. Anat.*, VIII. 1872).

(66) Pflüger. *Die Eierstöcke d. Säugethiere u. d. Menschen.* Leipzig, 1863.

(67) J. Foulis. On the development of the ova and structure of the ovary in Man and other Mammalia (*Quart. Journ. of. Micr. Science*, XVI. 1876).

(68) J. Foulis. The development of the ova, etc. (*Journ. of. anat. and physiol.*, XIII. 1878-9).

(69) C. Gegenbaur. Ueb. d. Bau u. d. Entwicklung d. Wirbelthiereier mit partieller Dottertheilung (*Müller's Archiv.* 1861).

(70) Alex. Götte. *Entwicklungsgeschichte d. Unke.* Leipzig, 1875.

(71) W. His. *Untersuchungen üb. d. Ei u. d. Eientwicklung bei Knochenfischen.* Leipzig, 1873.

(72) A. Kölliker. *Entwicklungsgeschichte d. Menschen u. höheren Thiere.* Leipzig, 1878. Trad. franç. Paris, 1879-82.

(73) J. Müller. Ueb. d. zahlreichen Porenkanäle in d. Eikapsel d. Fische (*Müller's Archiv.* 1854).

(74) W. H. Ransom. On the impregnation of the ovum in the Stickleback (*Proc. R. Society*, VII. 1854).

(75) C. Semper. Das Urogenitalsystem d. Plagiostomen, etc. (*Arbeiten a. d. zool.-zoot. Instit. Würzburg*, II. 1875).

(Cf. Ludwig n° 4, Ed. Van Beneden n° 1, Waldeyer n° 6, etc.)

Il y a quelques points très obscurs dans l'histoire du développement de l'œuf des Tuniciers. Très jeune, l'œuf est une cellule nue pourvue d'un noyau central contenant un gros nucléole unique. Alentour est un épithélium folliculaire plat renfermé dans une membrane propre du follicule. Les cellules du follicule augmentent bientôt de volume et donnent naissance autour de l'œuf à une enveloppe qui est un chorion. En même temps, elles deviennent souvent cubiques ou même columnaires et creusées de nombreuses vacuoles.

Pendant que ces changements s'effectuent ou après leur achèvement, un certain nombre de corps désignés d'ordinaire sous le nom de cellules du test apparaissent dans la partie superficielle du protoplasma de l'œuf et, lorsque l'œuf atteint sa maturité, se disposent dans beaucoup d'espèces en une couche définie à la périphérie de l'œuf. Ces corps doivent leur nom à l'opinion, que l'on sait maintenant être fausse (Hertwig, Semper, de Lacaze-Duthiers), qu'ils étaient destinés à émigrer dans le test (tunique) ou manteau de l'embryon qui se développe autour de l'œuf. Kowalevski (n° 58) regarde ces corps comme de véritables cellules et croit qu'ils sont formés par quelques-unes des cellules de l'épithélium folliculaire primitif qui pénètrent dans le vitellus de l'œuf et s'y multiplient. Kupffer (n° 60), Giard (n° 61) et Fol les considèrent aussi comme de véritables cellules, mais pensent qu'elles se forment spontanément dans le vitellus. Enfin pour Semper ce ne sont pas des cellules, mais des corps protoplasmiques amœboïdes séparés du vitellus sous l'influence de l'eau de mer ou de toute autre manière.

Ils n'apparaissent naturellement pas, d'après cet auteur, avant que l'œuf ne soit complètement mûr, bien qu'on puisse les produire artificiellement à une époque antérieure par l'action de réactifs ou de l'eau de mer. Lorsqu'ils se produisent naturellement le vitellus subit une contraction. Ils sont dépourvus de toute fonction apparente et ne jouent aucun rôle dans le développement embryonnaire. Les résultats auxquels est arrivé Semper sont très surprenants, mais eu égard à l'observation scrupuleuse dont son mémoire fait preuve ils sont incontestablement dignes d'attention. De nouvelles recherches sont cependant très désirables. Kowalevsky (n° 59) après ses recherches sur le *Pyrosoma*, maintient sa première opinion tout en abandonnant l'hypothèse que ces cellules joueraient un rôle dans la formation du test.

Pendant que l'œuf traverse l'oviducte, les cellules vacuolaires du follicule se développent en de longs prolongements ou villosités très singuliers. Chez l'*Ascidia canina*, ces prolongements égalent en largeur le diamètre entier du vitellus (Kupffer, n° 60).

Chez l'Amphioxus et les Craniotes, les œufs proviennent, comme chez les Chétopodes, les Géphyriens, etc., de cellules germinatives spécialisées de l'épithélium péritonéal.

Chez l'Amphioxus, l'épithélium germinatif qui constitue la partie essentielle de l'ovaire se divise en un certain nombre de segments distincts ; chez les Craniotes, aucune division de ce genre ne s'observe.

Dans de jeunes exemplaires d'Amphioxus, les organes génitaux sont dans un état indifférent, et les deux sexes ne peuvent pas se distinguer. Ils forment des masses cellulaires isolées en forme de fer à cheval situées à la base des myotomes dans les intervalles des segments successifs et s'étendent de l'extrémité postérieure du sac respiratoire au pore abdominal. Ils sont situés dans la cavité générale et sont entourés par la membrane péritonéale. Chaque masse génitale est d'abord solide et formée d'une couche externe de cellules plus aplaties et d'une masse interne de grosses cellules arrondies ou polygonales. Une cavité centrale apparaît un peu plus tard dans son intérieur. Lorsque la cavité est formée, les sexes peuvent se distinguer d'après la manière différente dont se comportent les cellules.

Chez tous les Craniotes, l'ovaire forme un bourrelet pair (quelquefois simple par avortement ou coalescence) attaché par un mésentère à la paroi dorsale d'une région plus ou moins étendue de la cavité abdominale. Ce bourrelet est d'abord identique dans les deux sexes et apparaît à une période très précoce de la vie embryonnaire. Il est essentiellement formé par un épaississement de l'épithélium péritonéal, et chez les Poissons osseux, les Ganoïdes (?) et les Amphibiens, l'ovaire reste pendant la vie embryonnaire presque dans cette condition, bien qu'il se forme une faible proéminence du stroma adjacent. Chez les autres Craniotes, le bourrelet, bien que d'abord dans cette condition, devient bientôt beaucoup plus saillant et est formé par une masse médullaire de stroma entourée par l'épithélium germinatif (fig. 18).

L'épithélium germinatif épaissi produit (chez la femelle) les œufs et l'épithélium folliculaire. Que le bourrelet germinatif soit pourvu ou non d'une masse centrale médullaire de stroma, l'épithélium germinatif est toujours en contact d'un côté avec le stroma dont il est d'abord séparé par une ligne très marquée ; mais au bout d'un certain temps apparaissent de nombreuses végétations vasculaires du stroma qui pénètrent dans toutes les parties de l'épithélium germinatif et le fragmentent de manière à en former un tissu spongieux constitué par des trabécules d'épithélium germinatif entremêlés de tractus de stroma vasculaire. Les trabécules d'épithélium germinatif forment les tubes ovulaires de Pflüger.

Au sujet de la distribution du stroma dans l'épithélium germinatif, on peut dire d'une manière générale qu'il y a près de la surface de

l'ovaire une couche spéciale qui, lorsque la formation de nouveaux œufs a presque entièrement cessé, isole complètement une couche superficielle de l'épithélium germinatif de la plus grande partie de ce même épithélium située plus profondément. La couche superficielle est souvent, mais à tort, regardée comme constituant l'épithélium germinatif tout entier. La couche de stroma située au-dessous de l'épithélium superficiel forme dans l'ovaire des Mammifères la tunique albuginée. Comme les follicules se forment dans les trabécules d'épithélium germinatif, le stroma s'accroît alentour et constitue à chacun d'eux une tunique spéciale.

Les ovaires adultes diffèrent de la même manière que les bourrelets génitaux embryonnaires quant à la présence d'une masse médullaire

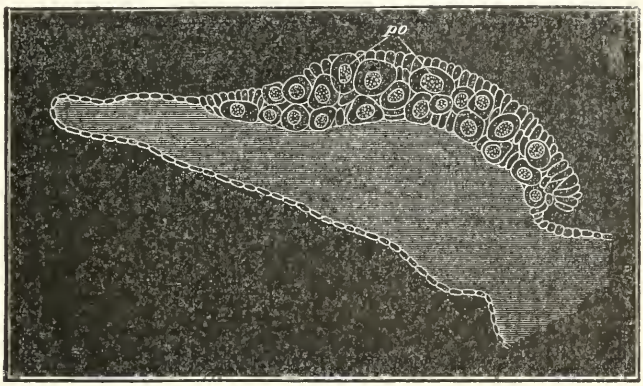


Fig. 18. — Coupe transversale de l'ovaire d'un jeune embryon de *Scyllium canicula*, pour montrer les cellules germinatives primitives situées dans l'épithélium germinatif du côté externe du bourrelet ovarique.

de stroma. Les ovaires qui ne possèdent pas cette masse chez l'embryon en sont aussi dépourvus chez l'adulte et sont formés par une double couche de tissu entièrement dérivé de l'épithélium germinatif avec ses végétations de stroma et composé pour la plus grande partie d'œufs à tous les états de développements. Dans le cas contraire, il existe un hile formé seulement de stroma, la zone vasculaire, interne par rapport à la région qui renferme les œufs.

C'est chez les mammifères que la zone vasculaire atteint son plus grand développement proportionnellement à l'ovaire ; elle est relativement moins développée chez les Oiseaux et les Reptiles. Dans ces formes l'épithélium germinatif recouvre toute la surface de l'ovaire. Chez les Elasmobranches la structure de l'ovaire est un peu différente à cause de la présence dans le bourrelet ovarien d'une grande quantité d'un tissu lymphatique spécial qui n'a pas d'homologue dans les autres ovaires, et davantage

encore à cause du fait que l'épithélium germinatif véritable est dans la plupart des formes entièrement limité à la surface externe de l'ovaire sur laquelle il forme une couche d'épithélium épaissi dans l'embryon (fig. 18) et de tissu ovigère chez l'adulte.

Dans l'ovaire des Mammifères et des Reptiles et peut-être d'autres formes, il existe dans la zone vasculaire pendant la période embryonnaire des cordons de tissu épithélial dérivés des corpuscules de Malpighi ; ces cordons n'ont aucun rôle chez la femelle, mais chez le mâle prennent part à la formation des canalicules séminifères.

Dans l'étude du développement des œufs, il faut encore faire une distinction entre l'Amphioxus et les Craniotes.

Chez l'Amphioxus, les cellules germinatives destinées à devenir des œufs se distinguent d'abord par le plus grand diamètre de leurs vésicules germinatives et par la présence de certaines granulations réfringentes dans leur protoplasma. Ils s'accroissent ensuite rapidement et forment, à la surface de l'ovaire, des protubérances qui sont enveloppées sur les trois quarts de leur circonférence, par les cellules épithélioïdes aplaties de la membrane péritonéale qui forment ainsi une sorte de follicule. Quand les œufs approchent de la maturité, des granulations vitellines se déposent dans leur protoplasma, d'abord dans la couche superficielle, puis dans toute son épaisseur. La vésicule germinative quitte également le centre pour venir se placer à la surface. Une membrane vitelline se forme lorsque les œufs sont mûrs.

Chez les Craniotes, les œufs tirent leur origine des cellules de l'épithélium germinatif. Dans les types dont les œufs sont gros (Téléostéens, Élasmobranches, Amphibiens, Reptiles, Oiseaux), de très bonne heure, quelquefois même (Élasmobranches) avant la formation du bourrelet génital, certaines des cellules qui sont destinées à former des œufs se distinguent par leur plus grand diamètre, et par la présence d'un protoplasma clair, abondant, et d'un gros noyau granuleux sphérique (fig. 18, *po*). Ces cellules spéciales forment les cellules germinatives primitives et sont communes aux deux sexes.

Pendant une période considérable, après leur première formation, ces cellules restent stationnaires dans leur développement, mais leur nombre augmente, en partie, semble-t-il, par l'addition de nouvelles cellules, en partie par la division de celles qui existent déjà. Par le dernier phénomène, les cellules germinatives viennent à former de petites masses ou nids. La description qui suit des modifications postérieures de ces cellules chez la femelle se rapporte essentiellement aux Élasmobranches, mais s'applique aussi bien aux autres types sous presque tous les rapports.

Il faut distinguer deux modes suivant lesquels les cellules germinatives peuvent se transformer en œufs permanents, bien que la diffé-

rence morphologique entre ces deux modes n'ait pas grande importance.

Dans le premier mode, le protoplasma de toutes les cellules qui forment un nid s'unit en une seule masse contenant les noyaux des œufs primitivement indépendants (fig. 19, *n. n.*). Les noyaux du nid augmentent en nombre, probablement par division, et, en même temps, le nid lui-même augmente de diamètre. Les noyaux, pendant que leur nombre augmente, sont le siège de modifications importantes. Leur contenu subit une ségrégation spéciale, la partie granuleuse (substance nucléaire) forme une masse accolée à un côté de la membrane du noyau, tandis que le reste du noyau se remplit d'un fluide clair. Le noyau tout entier augmente en même temps un peu de dimension.

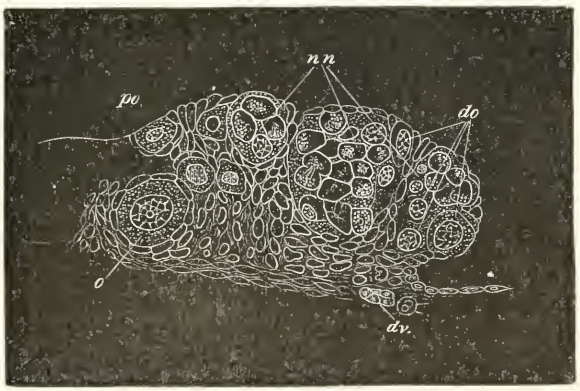


Fig. 19. — Coupe d'une partie de l'épithélium germinatif de l'ovaire du *Scyllium* au moment où le cellules germinatives primitives se transforment en œufs (*).

La masse granulaire prend peu à peu une forme étoilée et se transforme enfin en un beau réseau, présentant le caractère si connu dans les noyaux (fig. 19, *do*). Deux ou trois nucléoles spéciaux existent et forment les points nodaux du réseau dont les mailles sont remplies par la partie liquide claire du noyau. Tous les noyaux ne subissent pas ces changements, mais quelques-uns d'entre eux s'arrêtent tout à coup dans leur développement, s'atrophient et paraissent être absorbés comme aliment par le protoplasma du nid. La figure 19 montre des noyaux de ce genre en état de dégénérescence. Ainsi dans chaque nid, un petit nombre de noyaux seulement arrivent à un complet développement. Le protoplasma du nid est d'abord clair, transparent; mais à mesure que les noyaux subissent leurs transformations, il devient

(*) *nn*, nids formés de cellules germinatives agglomérées; les noyaux de ces cellules sont plongés dans un protoplasma indivis. — *do*, œufs en voie de développement. — *o*, œuf avec son follicule. — *po*, cellule germinative primitive. — *dv*, vaisseaux sanguins.

plus granuleux et on observe d'ordinaire autour des noyaux les plus développés, une quantité particulièrement grande de protoplasma granuleux ; ces noyaux, avec leur protoplasma, se séparent peu à peu du nid et constituent les œufs permanents (fig. 19, *do*). Le nombre relatif des œufs qui peuvent se développer dans un seul follicule est sujet à de grandes variations. Le phénomène tout entier de la fusion des œufs primitifs et de l'atrophie subséquente de quelques-uns a pour but d'amener la nutrition adéquate d'un certain nombre d'entre eux.

Dans le second mode de développement des cellules germinatives primitives en œufs permanents, qui est plus rare, les noyaux et le protoplasma subissent les mêmes transformations que dans le premier mode, mais les cellules, ou restent isolées, et ne font jamais partie d'un nid, ou font partie d'un nid dans lequel ne se produit aucune fusion du protoplasma et dans lequel toutes les cellules se développent en œufs permanents.

Les œufs isolés et les nids sont situés pendant toutes ces transformations, au milieu des cellules ordinaires non différenciées de l'épithélium germinatif, mais aussitôt qu'un œuf permanent est formé, les cellules voisines se disposent alentour en une couche spéciale et donnent naissance à l'épithélium du follicule (fig. 19, *o*). La pénétration du stroma dans l'épithélium germinatif a lieu peu après la formation des premiers follicules.

Mammifères. — Le développement de l'ovaire chez les Mammifères diffère principalement de celui qui vient d'être décrit, en ce que la formation des cellules germinatives primitives, aux dépens des cellules indifférentes de l'épithélium germinatif, a lieu à une période relativement beaucoup plus tardive.

Le stroma envoie des prolongements dans l'épithélium germinatif pendant qu'il est encore formé de cellules arrondies indifférentes et le divise en trabécules comme il a été décrit plus haut. A une période plus tardive, un certain nombre des cellules de la couche profonde de l'épithélium, aussi bien que certaines cellules de la partie superficielle, se transforment en cellules germinatives primitives, tandis que les autres cellules deviennent plus petites et sont destinées à former les cellules folliculaires.

Les cellules germinatives primitives les plus évidentes sont situées dans la couche superficielle de l'épithélium, et les cellules germinatives primitives des couches profondes ne sont pas, à beaucoup près, aussi distinctes que chez la plupart des Craniotes, de sorte qu'il est difficile dans quelques cas d'être sûr de leur destination, jusqu'à ce que leur noyau commence à subir sa métamorphose caractéristique.

La transformation des œufs primitifs en œufs permanents a lieu de la même manière chez les Mammifères que chez les Élasmobranches,

si ce n'est que la fusion des œufs primitifs en masses polynucléaires est beaucoup plus rare. La formation des follicules, d'abord entièrement simples, a lieu pendant que les œufs sont encore réunis en grosses masses, et les premiers follicules sont formés dans la partie interne de l'épithélium germinatif. Bientôt après leur formation, les follicules sont isolés par des végétations de tissu conjonctif.

Développement post-embryonnaire des œufs.

Les œufs des Vertébrés diffèrent considérablement en dimensions et en structure. Les différences de dimensions dépendent de la quantité relative du vitellus nutritif. Chez l'Amphioxus et les Mammifères, où les œufs sont le plus petits, le vitellus nutritif en proportion relativement insignifiante, est uniformément répandu dans l'œuf. Il en existe davantage dans les œufs des Amphibiens, des Marsipobranches et des Teléostéens, et il atteint un développement énorme dans les œufs des Élasmobranches, des Reptiles et des Oiseaux.

Le vitellus nutritif provient d'une différenciation du protoplasma de l'œuf. Il apparaît sous forme d'un grand nombre de particules très réfringentes dans une couche située un peu au-dessous de la surface.

Dans l'œuf des Mammifères, ces particules sont répandues dans tout le protoplasma, mais n'atteignent pas un développement considérable. Il en est autrement dans d'autres formes. Chez les Poissons Elasmobranches, les particules réfringentes semblent se développer dans des vésicules dans l'intérieur desquelles prennent naissance des corps solides très réfringents, de forme ovale ou même rectangulaire dont la substance présente d'ordinaire une stratification qui leur donne un aspect rappelant celui du muscle strié. Chez les Téléostéens le vitellus revêt des caractères très différents dans les différents cas. Il est souvent formé de vésicules grosses ou petites contenant dans leur intérieur d'autres corps. Des plaques stratifiées analogues à celles des Elasmobranches ne sont pas rares. Dans l'œuf mûr des Téléostéens le vitellus nutritif se résout d'ordinaire en une grosse sphère vitelline qui occupe la plus grande partie de l'œuf, il est formé par un liquide très réfringent qui se coagule par l'addition d'eau. Il renferme dans un grand nombre de cas des corps très réfringents désignés sous le nom de globules huileux et est entouré par une couche granuleuse de protoplasma qui se continue avec le disque germinatif dans lequel existent souvent des sphérules vitellines normales. Dans l'œuf du Hareng (1) il n'existe pas jusqu'après la fécondation de couche protoplasmique périphérique distincte ni de disque germinatif, mais l'œuf se divise en une couche superficielle à petites sphérules vitellines et une partie centrale dont les sphères vitellines sont plus grosses.

Chez les Amphibiens le vitellus apparaît très souvent sous forme de plaques

(1) Kupffer. *Loichen u. Entwicklung des Ostsee-Härings*. Berlin, 1873.

ovales ou quadrilatères. Chez les Reptiles, les sphérules vitellines sont des vésicules assez semblables aux sphères du vitellus blanc des oiseaux, mais, en règle générale, ne renfermant pas des sphérules intérieures réfringentes. La structure particulière et la disposition compliquée du vitellus blanc et du vitellus jaune chez les Oiseaux sont longuement décrites dans les « Éléments d'embryologie (1) » et il suffit de dire que le vitellus se développe chez les Oiseaux de la même manière que dans les autres types et que toutes les sphérules vitellines apparaissent d'abord sous forme de vitellus blanc. Les sphères de vitellus jaune sont une modification des sphères de vitellus blanc qui se produit à une période relativement tardive du développement de l'œuf (fig. 20).

Fig. 20. — Éléments vitellins de l'œuf de la poule. — A, vitellus jaune. — B, vitellus blanc.

Dans les œufs d'un grand nombre d'Amphibiens, il apparaît une masse granuleuse obscure désignée sous le nom de noyau vitellin qui est considérée sans aucune raison très probante comme en rapport avec la formation du vitellus.

Un corps présentant la forme d'une coque entourant un noyau obscur qui est peut-être de même nature a été décrit par Eimer dans l'œuf des Reptiles ; il finit par se résoudre en nombreux fragments anguleux. Chez les Elasmobranches il existe peut-être un corps semblable.

Le vitellus nutritif qui vient d'être décrit est plongé dans la partie protoplasmique active du corps de l'œuf. Dans le cas de l'œuf des Mammifères, le vitellus nutritif est distribué d'une manière uniforme, mais dans l'œuf de tous les autres Craniotes, le protoplasma de l'œuf est particulièrement concentré vers un pôle qui est désigné sous le nom de *pôle supérieur*, ou *pôle animal*, et le vitellus nutritif est plus spécialement concentré au pôle opposé. L'œuf du Hareng fait une exception apparente à cette règle en ce que la concentration du protoplasma pour former le disque germinatif n'a pas lieu jusqu'à ce que la fécondation soit effectuée. Chez les Amphibiens, le pôle animal se distingue surtout par la dimension plus faible des sphérules vitellines, mais dans la plupart des autres formes, une petite portion de l'œuf dans la région de la vésicule germinative est presque entièrement dépourvue de sphérules vitellines, et forme alors une partie plus ou moins spécialisée appelée *disque germinatif*. Chez les Oiseaux, les Reptiles et les Élasmobranches, le disque germinatif passe insensible-

(1) Foster et Balfour. *Éléments d'embryologie*, trad. franç. Paris, 1877

ment au vitellus; mais chez les Téléostéens, la délimitation est plus tranchée, et il se continue plus ou moins complètement à la périphérie de l'œuf. Dans les œufs pourvus d'un véritable disque germinatif, c'est le disque germinatif seul qui subit la segmentation. Le protoplasma de l'œuf des Vertébrés présente souvent une structure réticulée ou spongieuse (fig. 21) et le réseau dans un grand nombre de cas, comme chez les Élasmobranches et les Reptiles, sert à réunir entre elles les sphères vitellines. Chez la Tanche, Bambeke l'a vu pénétrer dans la sphère vitelline.

Dans les œufs des Craniotes, la vésicule germinative est généralement polynucléolaire. Chez l'Amphioxus et le *Petromyzon*, il n'y a cependant qu'un seul nucléole, et chez les Mammifères, il y a d'ordinaire un nucléole principal et deux ou trois nucléoles accessoires. Au contraire chez beaucoup de poissons osseux, les nucléoles sont extrêmement nombreux. Le réseau protoplasmique de la vésicule germinative embryonnaire peut, dans certains cas, persister jusqu'à ce que l'œuf ait presque atteint sa maturité, mais il acquiert d'ordinaire une apparence très granuleuse. Il est d'abord en rapport avec les nucléoles qui y forment des points nodaux, mais cette relation ne peut pas toujours se retrouver dans les derniers stades. Une membrane qui dans le cas des gros œufs devient très épaisse, entoure toujours la vésicule germinative. Elle est décrite comme perforée dans quelques œufs de Reptiles (Eimer). Quant à la position de la vésicule germinative, elle est d'abord située au centre de l'œuf, mais finit toujours par gagner le pôle animal, et quand l'œuf mûrit, elle subit des changements qui seront plus spécialement exposés dans le chapitre suivant. Dans les œufs qui possèdent une grande quantité de vitellus nutritif, elle prend de très bonne heure une position excentrique.

Les homologies des membranes primaires de l'œuf des Craniotes sont encore enveloppées de quelque obscurité. Il semble y avoir trois membranes qui peuvent toutes coexister et dont une ou plusieurs sont toujours présentes. Ces membranes sont :

1° Une membrane externe, d'ordinaire homogène non perforée que la plupart des auteurs regardent comme un chorion, mais qui est probablement une membrane vitelline, je la désignerai sous ce nom ;

2° Une membrane striée radiairement (interne par rapport à la première lorsque les deux coexistent), qui peut se résoudre en une série de colonnes séparées. Ces colonnes donnent à la membrane sa striation radiaire, mais il est probable qu'entre elles existent des pores assez larges pour permettre le passage de filaments protoplasmiques. Cette membrane sera désignée sous le nom de zona radiata. C'est une différenciation de la couche externe du vitellus.

3° En dedans de la zona radiata on trouve quelquefois, spécialement lorsque l'œuf approche de la maturité, une troisième membrane délicate.

Chez les Élasmobranches, la première membrane formée est la membrane vitelline qui, dans quelques cas, apparaît avant la formation du follicule, fait qui semble montrer qu'elle est bien réellement due à une différenciation du protoplasma de l'œuf. Chez la plupart des Élasmobranches, cette membrane atteint un développement très considérable. Une zona radiata existe généralement, sinon toujours, chez les Élasmobranches, mais elle se forme plus tard que la membrane vitelline (fig. 21, *Zn*). La zona radiata disparaît toujours longtemps avant que l'œuf soit mûr. La membrane vitelline s'atrophie aussi peu à peu, bien qu'elle persiste beaucoup plus longtemps que la zona radiata. Lorsque l'œuf pénètre dans l'oviducte, il ne reste aucune trace de l'une ou l'autre membrane. Chez les Reptiles, les membranes présentent exactement la même disposition que chez les Élasmobranches, si ce n'est que généralement la zona radiata est relativement plus importante. La membrane vitelline est mince, excepté chez les Crocodiliens. La troisième membrane plus interne se rencontre, d'après Eimer, dans beaucoup de Reptiles. Chez les Oiseaux, la membrane vitelline et la zona radiata existent, mais la dernière s'atrophie de bonne heure, de sorte que la première existe seule lorsque l'œuf est mûr.

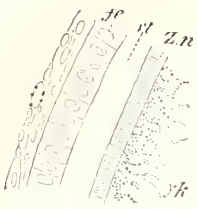


Fig. 21. — Coupe d'une partie de la surface d'un œuf d'une jeune femelle de *Scyllium canicula* *.

Chez les Poissons osseux, la membrane vitelline fait ordinairement défaut, ou est peut-être dans quelques cas, comme chez la Perche, imparfaitement représentée. Dans l'œuf mûr du Hareng il existe en dehors de la zona radiata une membrane distinctement développée qui est probablement la membrane vitelline. La zona radiata atteint un très grand développement et porte généralement à sa surface externe des saillies de formes diverses. Une membrane délicate interne par rapport à celle-ci, ma troisième membrane, a souvent été décrite, mais il y a encore quelque doute sur son existence. Dans certains cas, la couche externe de l'œuf lui-même moins granuleuse a été décrite comme une membrane spéciale. Dans la Perche, il existe, outre les membranes ordinaires, une capsule muqueuse spéciale pénétrée par des prolongements irréguliers ramifiés des cellules folliculaires. Chez le *Petromyzon*, il semble exister une zona radiata qui, chez l'adulte, se divise en deux couches, l'une et l'autre striées radialement d'après Calberla ; mais selon Kupffer et Benecke, la couche externe n'est pas perforée et semblerait, par conséquent, être une membrane vitelline telle qu'elle a été définie plus haut. Une membrane délicate se forme à une époque comparativement tardive au-

* *fe*, épithélium folliculaire. — *vt*, membrane vitelline. — *Zn*, zona radiata. — *yk*, vitellus avec réseau protoplasmique.

tour des œufs des Amphibiens et présenterait (Waldeyer (n° 6) et Kolessnikow) une délicate striation radiaire. Elle correspond probablement à la zona radiata.

Chez les Mammifères une membrane striée radialement, la zona radiata, est généralement décrite comme présente, et E. van Beneden a montré l'existence à son intérieur d'une membrane délicate dans l'œuf presque mûr. En dehors de la zona radiata, on peut observer une membrane granuleuse, irrégulière à sa surface externe qui supporte les cellules du disque. Cette membrane est incomplètement séparée de la zona radiata.

Un micropyle découvert la première fois par Ransom (n° 74) existe chez un grand nombre de Poissons osseux et chez le *Petromyzon* (Calberla). Des doutes ont été émis sur sa présence dans la dernière forme par Kupffer et Benecke, et dans tous les cas, il semblerait perforer seulement la zona radiata. Chez les Poissons osseux où il a été découvert, les Salmonides, les Percides (*Gasterosteus*), les Clupeides, etc., il constitue une perforation étroite de la zona radiata au pôle animal, large seulement assez pour livrer passage à un seul spermatozoïde. Ses caractères diffèrent légèrement dans les différents cas, mais il existe d'ordinaire une dépression peu profonde au centre de laquelle il est situé. Dans la membrane vitelline de l'Esturgeon, Kowalevsky, Owsjaniskoff et Wagner décrivent sept orifices micropylaires, dont six forment un anneau autour du septième. Salensky a confirmé cette opinion en ce qu'il trouve de cinq à treize orifices, mais il les donne comme ne présentant pas de disposition régulière.

Les œufs de tous les Craniotes (excepté du *Petromyzon* (?)) semblent être renfermés dans une enveloppe cellulaire appelée follicule. Les cellules qui le constituent sont, comme il a déjà été exposé, dérivées de l'épithélium germinatif (1) et se disposent fréquemment autour de l'œuf avant l'apparition des végétations de stroma dans l'épithélium. Tous les follicules jeunes sont presque semblables, mais à mesure qu'ils deviennent plus âgés, ils présentent des modifications diverses dans les différents groupes. Ils persistent dans les conditions les plus simples, comme une couche épithéliale plate chez la plupart des Poissons osseux et des Amphibiens. Dans la plupart des autres formes, les cellules deviennent tôt ou tard columnaires et sont généralement disposées en deux ou en plus grand nombre de couches. Il se forme en dehors de l'épithélium une membrane délicate, la membrane propre du follicule, qui est à son tour enveloppée par une gaîne de tissu conjonctif vasculaire.

(1) Pour les différentes opinions soutenues par Foulis, Kölliker, etc., le lecteur est renvoyé aux ouvrages de ces auteurs. Les bases sur lesquelles est fondée l'opinion adoptée ici se trouvent dans mon mémoire (n° 64).

Chez les Élasmobranches et un grand nombre de Reptiles (Lacertiens, Ophidiens), quelques-unes des cellules deviennent beaucoup plus grosses que les autres et prennent une forme d'entonnoir avec la petite extrémité en contact avec la membrane de l'œuf. Ces grosses cellules qui ont une disposition régulière dans l'épithélium sont probablement d'une manière quelconque en relation avec la nutrition. On les a seulement signalées dans des œufs à gros vitellus. Un grand nombre d'observateurs ont décrit des prolongements des cellules du follicule dans les pores de la zona radiata chez les Oiseaux, les Reptiles et les Téléostéens.

La modification la plus remarquable du follicule est celle qui s'observe chez les Mammifères. D'abord le follicule ressemble à celui des autres Vertébrés et est formé par des cellules plates qui dérivent des cellules germinatives voisines de l'œuf. Ces cellules deviennent ensuite columnaires et rangées en une ou deux couches. Plus tard elles s'épaississent d'un côté plus que de l'autre, et dans la masse épaissie apparaît une cavité qui peu à peu se distend davantage et se remplit d'un fluide albumineux. Tandis que la cavité s'élargit, l'œuf avec plusieurs couches de cellules qui l'entourent fait saillie dans son intérieur. L'organe entier avec sa tunique porte le nom de *follicule de Graaf*. Les cellules du follicule sont appelées *membrana granulosa*, et la proéminence dans laquelle est située l'œuf, *disque* ou *cumulus proligère*. Les cellules du disque en contiguité immédiate avec l'œuf forment d'ordinaire une couche plus ou moins spécialisée et ont un caractère columnaire un peu plus accusé que les cellules voisines.

LE SPERMATOZOÏDE

Bien qu'il ne soit pas douteux que le spermatozoïde joue dans la plupart des cas un rôle aussi important que l'œuf dans la détermination des caractères de l'organisme qui sortira du produit de la coalescence de l'œuf et du spermatozoïde ; cependant les caractères du spermatozoïde n'ont pas comme la forme de l'œuf une influence secondaire sur les premières phases du développement. L'histoire comparative du spermatozoïde est par conséquent de moindre importance, pour le but que je me propose dans cet ouvrage, que celle de l'œuf, et je me bornerai à quelques remarques générales sur sa structure et son mode de développement. L'origine primitive des cellules germinatives mâles et leurs rapports avec les cellules mères des spermatozoïdes sera traitée dans la seconde partie de cet ouvrage.

Bien que les faibles dimensions de la plupart des spermatozoïdes en rendent très difficile une observation satisfaisante, on ne peut cependant guère douter qu'ils n'aient toujours la signification de cellules.

Dans la grande majorité des cas la cellule spermatique ou spermatozoïde se compose de : 1° une portion sphérique ou ovale appelée la tête, formée par un noyau enveloppé d'une couche extrêmement mince de protoplasma, et 2° un flagellum protoplasmique mobile appelé la queue, qui, avec la couche d'enveloppe de la tête, forme le corps de la cellule.

Comme on pouvait le prévoir, les proportions, les dimensions et les relations des parties du spermatozoïde sont sujettes à de grandes variations. La tête est souvent extrêmement allongée et c'est dans un grand nombre de cas sur des considérations théoriques plutôt que sur le résultat d'observations réelles que l'on se fonde pour dire qu'une couche protoplasmique se continue autour du noyau qui forme la principale partie constituante de la tête. Dans quelques-unes des formes allongées de spermatozoïdes, comme chez les Insectes, il n'y a pas de distinction tranchée si ce n'est dans le caractère du protoplasma entre la tête et la queue. Un segment médian est souvent interposé entre la tête et la queue, il paraît cependant constitué par la même substance que la queue et forme quelquefois un épaississement sur la queue immédiatement en arrière de la tête (Amphioxus). Une modification très remarquable de la queue s'observe chez un grand nombre d'Amphibiens, de Reptiles et de Mammifères. Dans ces types, à ce qui paraît être une queue normale est attachée une membrane délicate dont le bord externe s'épaissit en une sorte de filament secondaire. Dans le spermatozoïde vivant, ce filament est dans un état de mouvement continu. La membrane s'enroule en spirale autour de la queue.

Dans le plus grand nombre des cas, la queue des spermatozoïdes exécute des mouvements sinueux semblables à ceux des cils vibratiles. Pourtant dans deux groupes, les mouvements ont un caractère amœboïde. Ces groupes sont les Nématodes et les Crustacés, et leurs spermatozoïdes présentent souvent des formes très anormales. Chez les Nématodes ils sont pyriformes, cylindriques, spiniformes, etc., et sont surtout constitués par du protoplasma avec un noyau très réfringent. Chez les Crustacés, les variations de forme sont plus grandes encore. Dans le groupe des Malacostracés ils sont quelquefois simplement sphériques (Squille), tandis que chez l'*Astacus* et un grand nombre de Décapodes ils possèdent un corps pourvu d'un noyau et des rayons étoilés. Chez la Paludine, parmi les Mollusques, il y a deux formes de spermatozoïdes complètement développés existant côte à côte chez le même individu.

Les spermatozoïdes se forment par la fragmentation des cellules germinatives mâles ou de cellules qui en sont dérivées secondairement par division. Les cellules dont la division donne directement naissance aux spermatozoïdes peuvent être appelées *spermospores*

(ovules mâles, cellules mères des spermatozoïdes des auteurs) et sont équivalentes aux œufs ou oospores.

Chez les Éponges (*Halisarca*. Schultze, n° 141), une cellule germinative semblable à celle qui, chez la femelle, devient l'œuf, se divise successivement et donne enfin naissance à une masse de cellules (*spermosphère* ou *morula spermatique*) dont chaque élément se transforme en un spermatozoïde et peut être désigné sous le nom spécial de *spermoblaste* (spermatoblaste).

Chez la plupart des Hydrozoaires, les cellules épiblastiques sous-épithéliales se transforment en cellules germinatives (spermospores), puis se fragmentent pour former des spermatoblastes dont chacun devient un spermatozoïde.

Chez la plupart des Métazoaires supérieurs, les spermospores forment d'ordinaire l'épithélium d'une ampoule ou d'un tube, bien que plus rarement (beaucoup de Chétopodes, Géphyriens, etc.) elles puissent dériver comme les œufs des cellules qui tapissent la cavité générale. Les spermatozoïdes se forment ou par la division directe des spermospores en cellules, spermatoblastes, dont chacune se développe en un spermatozoïde, ou par la division du noyau de la spermospore dans l'intérieur du corps cellulaire qui se différencie pour former les queues des spermatozoïdes, tandis que les segments du noyau constituent la partie principale des têtes.

Très souvent des cellules interstitielles qui ne donnent pas naissance à des spermatozoïdes sont mélangées aux spermospores.

Dans un grand nombre de cas, comme Blomfield (1) l'a fait voir le premier (2), la totalité de chaque spermospore ne se transforme pas en spermatozoïdes mais une partie, pourvue ou non d'un segment du noyau primitif, reste passive et portant les spermatoblastes proudits par bourgeonnement peut être appelée *blastophore spermatique* (sperm-blastophor). Cette portion passive du protoplasma n'a pas de rôle dans la régénération du spermatoblaste. Ce phénomène très singulier a été observé chez les Elasmobranches, la Grenouille, le Lombric, l'Helix, etc. (3) et est probablement beaucoup plus largement répandu. Chez les Elasmobranches (Semper) les portions passives du protoplasma sont nucléées et sont situées du côté externe des spermospores columnaires qui tapissent les ampoules testiculaires ; elles ne sont pas distinctement différenciées jusqu'à ce que les noyaux détachés du noyau de la cellule mère primitive pour former les têtes de spermatozoïdes soient devenus très nombreux. Chez la Grenouille, le blastophore passif a aussi la forme d'une masse

(1) *Quart. Journ. of. Micr. Science*, XX. 1880.

(2) Mathias Duval avait déjà remarqué la persistance du protoplasma de la cellule mère avec le noyau primitif (les noyaux céphaliques des spermatozoïdes prendraient naissance par formation endogène dans le protoplasma de la cellule mère et non par division de son noyau) à la base des grappes de spermatozoïdes (Spermatogénèse chez quelques Gastéropodes pulmonés. *Rev. des sc. naturelles*, VII. 1877, p. 277). (*Trad.*)

(3) Blomfield (*loc. cit.*, p. 83) dit avoir observé ce fait chez le Lombric, le Tubifex, la Sangsue, l'Hélix, la Paludine, la Grenouille, la Salamandre et le Rat.

de protoplasma nucléé située du côté externe de la spermospore (1). Chez le Ver de terre, le blastophore forme une partie centrale non nucléée de la spermospore, et la périphérie entière de chaque spermospore se transforme en spermatoblastes.

Il a déjà été établi dans l'introduction que les produits génitaux mâle et femelle sont homodynames, mais la considération du développement de ces produits dans les deux sexes montre qu'un seul spermatozoïde n'est pas l'équivalent d'un œuf, mais plutôt que *l'ensemble des spermatozoïdes dérivés d'une spermospore réunis équivaut à un œuf.*

(1) D'après Mathias Duval, le blatosphore de la Grenouille n'est pas nucléé et l'apparence vue par Blomfield est due à ce que la grappe de spermatoblastes arrachée par dilacération de la paroi du canalicule séminifère entraîne souvent avec elle un des jeunes ovules mâles (spermospores) nucléés situés à sa base (Rech. sur la spermatogénèse chez la Grenouille. *Revue d. scienc. nat.*, 2e série, II. 1880). (*Trad.*)

CHAPITRE II

LA MATURATION ET LA FÉCONDATION DE L'ŒUF

Maturation de l'œuf et formation des globules polaires.

Dans le chapitre précédent ont été décrites les modifications que subit l'œuf presque jusqu'à la période où il est mûr et prêt à être fécondé. Il y a cependant encore une série de transformations remarquables préparatoires à l'acte de la fécondation qui concernent plus spécialement la vésicule germinative.

L'attention d'un grand nombre d'observateurs s'est récemment portée sur ces modifications aussi bien que sur le phénomène de la fécondation. Les résultats de leurs observations seront exposés dans le présent chapitre, mais pour l'historique de ces observations aussi bien que pour la solution des questions délicates de priorité, le lecteur est renvoyé au mémoire de Fol (n° 87) et à une publication de l'auteur (n° 81).

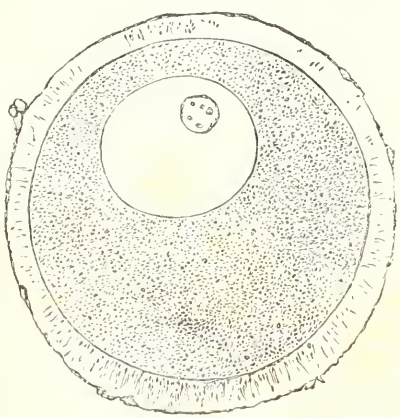


Fig. 22. — Œuf mûr d'*Asterias glacialis* revêtu d'une enveloppe mucilagineuse et contenant une vésicule germinative et une tache germinative excentriques (emprunté à Fol).

La nature des modifications qui ont lieu à la maturation de l'œuf sera peut-être exposée d'une manière plus avantageuse en suivant l'histoire d'un seul œuf. Pour cela on peut choisir les œufs de l'*Asterias glacialis* qui ont fait récemment l'objet d'une série de belles recherches de Fol (n° 87).

L'œuf mûr (fig. 22), détaché de l'ovaire, est constitué par un vitellus granuleux revêtu d'une enveloppe mucilagineuse, la zona radiata. Il renferme une vésicule germinative à situation excentrique et une tache germinative. La première présente le réseau protoplasmique ordinaire. Aussitôt que l'œuf tombe dans l'eau de mer, la vésicule

germinative commence à subir une métamorphose spéciale. Elle présente de nombreux changements de forme; le réseau disparaît, sa membrane est peu à peu résorbée, son contour déchiqueté et indistinct

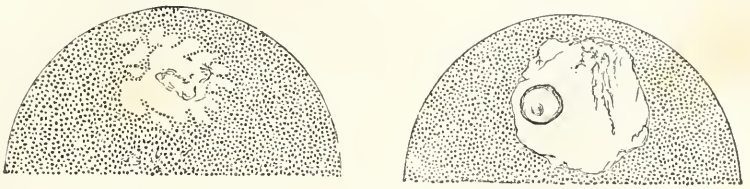


Fig. 23. — Deux stades successifs de la métamorphose graduelle de la vésicule et de la tache germinatives de l'œuf de l'*Asterias glacialis* immédiatement après qu'il est pondu (emprunté à Fol).

et enfin son contenu se confond jusqu'à un certain point avec le vitellus (fig. 23).

La tache germinative en même temps perd la netteté de son contour et disparaît peu à peu.

A ce stade et entre lui et le stade représenté dans la fig. 26, l'action des réactifs fait voir certaines apparences dont la nature n'est pas encore complètement éclaircie pour l'*Asterias*, qui ont été décrites d'une manière un peu différente par Fol chez l'*Asterias glacialis* et par Hertwig chez l'*Asteracanthion*.

Fol a observé immédiatement après le stade qui vient d'être décrit, entre les restes de la vésicule germinative et la surface de l'œuf, un aster qui est en rapport avec un fuseau nucléaire (1), imparfaitement formé et s'étendant dans la direction de la vésicule germinative. A l'extrémité du fuseau nucléaire, on peut voir les fragments disjoints de la tache germinative.

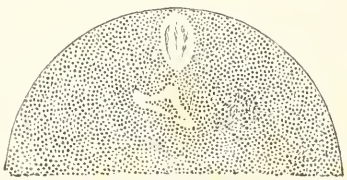


Fig. 24. — OEuf d'*Asterias glacialis* montrant les espaces clairs qui remplacent la vésicule germinative. — OEuf vivant (emprunté à Fol).

A un stade un peu plus avancé, on peut observer sur l'œuf vivant à la place de la vésicule germinative deux espaces clairs (fig. 24), l'un ovoïde et plus rapproché de la surface, et l'autre de forme plus irrégulière et situé un peu plus profondément dans le vitellus. Dans le premier, on peut apercevoir des stries parallèles. Par l'action des réactifs, le premier espace clair se montre constitué par un fuseau dirigé horizontalement avec deux asters terminaux; près de ce fuseau se voient des restes irréguliers de la tache germinative. Un peu plus tard (fig. 25), on peut voir au-dessous du fuseau un corps un peu irrégulier qui est peut-être une partie des

(1) Sous le nom de fuseau nucléaire, je désigne la forme particulière de double cône strié que prend le noyau au moment où il va se diviser et qui est sans aucun doute familière à tous mes lecteurs. J'emploie le mot *aster* pour désigner la figure étoilée particulière qui s'observe d'ordinaire aux pôles du fuseau nucléaire. Pour une description plus précise de ces parties, le lecteur est renvoyé au chapitre III.

restes de la tache germinative, bien que Fol le considère comme étant probablement une partie de la membrane de la vésicule germinative. L'espace clair inférieur visible dans l'œuf vivant contient maintenant un corpuscule rond (fig. 25). Fol conclut que le fuseau s'est formé aux dépens d'une partie de la vésicule germinative et non pas de la tache germinative, il voit dans le corpuscule rond présent dans le plus inférieur des deux espaces clairs la tache germinative métamorphosée. Il ne veut pas cependant affirmer qu'aucun fragment de la tache germinative ne prenne part à la formation du fuseau.

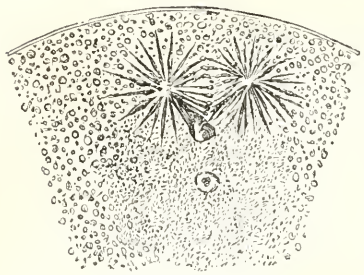


Fig. 25. — Œuf d'*Asterias glacialis* au même stade que celui de la figure 24, traité par l'acide picrique (emprunté à Fol).

Hertwig (n° 92) décrit de la manière suivante les transformations de la vésicule germinative chez l'*Asteracanthion*. Peu après que l'œuf est pondu, le protoplasma développe sur le côté de la vésicule germinative tourné vers la surface de l'œuf une protubérance qui repousse en dedans la paroi de la vésicule. En même temps la tache germinative se creuse d'une vacuole dans l'intérieur de laquelle est un corpuscule formé de substance nucléaire plus compacte et plus réfringente que le reste de la tache germinative. Dans la proéminence décrite d'abord comme se projetant en dedans vers la vésicule germinative, un premier aster formé par des stries radiaires de protoplasma, puis un second, font leur apparition ; la tache germinative semble avoir disparu, le contour de la vésicule germinative être devenu indistinct et son contenu s'être mélangé avec le protoplasma ambiant. L'action des réactifs montre que dans le cours de la disparition de la tache germinative, la masse nucléaire contenue dans sa vacuole constitue un corps en forme de bâtonnet dont l'extrémité libre est située entre les deux asters qui occupent la proéminence entamant la vésicule germinative. Plus tard, on peut voir des granulations à l'extrémité du bâtonnet, et enfin le bâtonnet lui-même disparaît. Après ces transformations, avec l'aide des réactifs on peut voir entre les deux asters un fuseau que Hertwig pense augmenter de dimension tandis que les derniers vestiges de la tache germinative disparaissent graduellement et qu'il considère comme formé aux dépens de la tache germinative. Le stade qui présente ce fuseau correspond à la figure 25.

Plusieurs des figures de Hertwig correspondent presque complètement à celles de Fol et, étant donnée la grande divergence des observations, il semble nécessaire de laisser ouverte pour l'*Asterias* la question des parties de la vésicule germinative qui entrent dans la formation du premier fuseau.

Fol est arrivé à une connaissance plus précise des phénomènes qui se produisent à ce stade dans le cas des Hétéropodes (*Pterotrachæa*). Dans l'œuf, quelques minutes après qu'il a été pondu, la vésicule germinative devient très pâle et deux asters apparaissent autour d'une

substance claire près de ses pôles. Le noyau lui-même s'allonge un peu et commence à présenter à ses pôles des stries longitudinales qui s'étendent peu à peu vers le centre aux dépens du réseau nucléaire de la métamorphose duquel elles dérivent directement. Lorsque les stries des deux côtés se sont presque rencontrées, on peut observer dans le réseau qui leur est intermédiaire des épaississements, qui donnent naissance, à l'endroit où les stries des deux côtés s'unissent, aux renflements centraux des fibres (plaque nucléaire). Ainsi se constitue un fuseau nucléaire complet.

Le résultat important des observations de Fol sur les Hétéropodes, qui s'accorde avec ce que l'on rencontre chez l'*Asterias*, est qu'un fuseau avec deux asters à ses pôles se forme par la métamorphose de la vésicule germinative et du protoplasma environnant (fig. 25).

Cellules polaires. — La situation du fuseau a jusqu'ici été telle que son grand axe est parallèle à la surface de l'œuf, mais dans des spécimens un peu plus avancés on trouve un fuseau vertical dont une extrémité s'enfonce dans une protubérance protoplasmique qui apparaît à la surface de l'œuf (fig. 26). Hertwig croit que le fuseau se rapproche simplement de la surface et que pendant la migration il change la direction de son axe. Fol maintient au contraire qu'il n'en est pas ainsi et qu'entre les phases où le fuseau présente les deux directions on en observe une intermédiaire dans laquelle on ne trouve plus de fuseau dans l'œuf, mais à sa place un corps à contour déchiqueté. Il n'a pas pu arriver à une conclusion quant à la signification que l'on doit attacher à ce fait qui ne paraît pas avoir lieu chez les Hétéropodes.

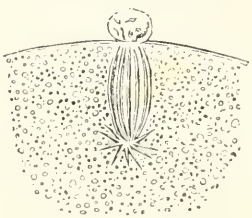


Fig. 26. — Portion d'œuf d'*Asterias glacialis* au moment où le premier globule polaire se détache et le reste du fuseau se rétracte dans l'œuf. — Préparation à l'acide picrique (emprunté à Fol).

Dans tous les cas le fuseau qui pénètre dans la protubérance de la surface de l'œuf se divise en deux parties, l'une située dans la protubérance et l'autre dans l'œuf (fig. 26). La protubérance elle-même avec la portion du fuseau qu'elle contient se sépare de l'œuf pour former un corps bien connu des embryologistes, le *globule, cellule* ou *corpuscule polaire* (corpuscule directeur de quelques auteurs) (fig. 27). Comme il se forme plus d'une cellule polaire, celle qui apparaît d'abord peut être appelée la première cellule polaire.

Fig. 27. — Portion de l'œuf d'*Asterias glacialis* avec le premier globule polaire tel qu'il se montre à l'état vivant (emprunté à Fol).

La partie du fuseau qui reste dans l'œuf, se transforme directement en un second fuseau par l'allongement de ses fibres sans passer par la forme typique de noyau. Puis une se-

conde cellule polaire se forme de la même manière que la première (fig. 28) et la portion du fuseau qui reste dans l'œuf se transforme en deux ou trois vésicules claires (fig. 29) qui se réunissent bientôt pour former un seul noyau (fig. 30). Le nouveau noyau qui dérive évidemment de la vésicule germinative originelle est appelé *pronucléus femelle* pour des raisons qui apparaîtront plus loin.

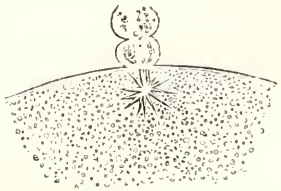


Fig. 28. — Portion de l'œuf d'*Asterias glacialis* immédiatement après la formation du second globule polaire. — Préparation à l'acide picrique (empruntè à Fol).

Les deux globules polaires paraissent être situés entre deux membranes dont l'externe est très délicate et distincte seulement là où elle recouvre les globules polaires, tandis que l'interne est plus épaisse et devient, après la fécondation, plus distincte, formant alors ce que Fol appelle membrane vitelline. Il est évident, comme Hertwig l'a fait remarquer, que les globules polaires naissent par un processus de division cellulaire régulier et ont la valeur de cellules.

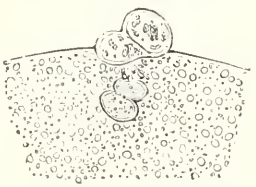


Fig. 29. — Portion de l'œuf d'*Asterias glacialis* après la formation du second globule polaire montrant la partie du fuseau qui reste dans l'œuf se transformant en deux vésicules claires. — Préparation à l'acide picrique (empruntè à Fol).

Un phénomène particulier se produit dans les œufs de Clepsine peu après la formation des cellules polaires, il a été désigné par Whitman (n° 100) sous le nom de formation des anneaux polaires. Voici la description qu'il en donne.

« Quinze minutes après l'élimination des globules (cellules) polaires une dépression annulaire ou une constriction apparaît dans le vitellus autour du pôle oral et dans cette dépression s'accumule une substance transparente liquide (nucléaire ?) formant le premier anneau polaire... Les mêmes phénomènes se répètent plus tard au pôle aboral... Les anneaux se concentrent pour former deux disques... Avant la première division les deux disques s'enfoncent profondément dans l'œuf. »

La nature de ces anneaux est encore complètement inconnue.

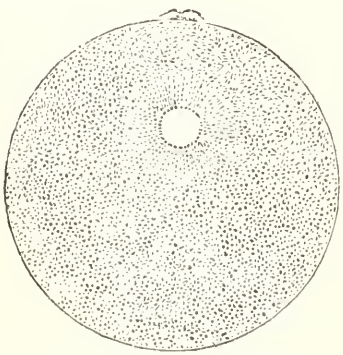


Fig. 30 — Œuf d'*Asterias glacialis* avec les deux cellules polaires et le pronucléus femelle entouré de stries radiaires. — Œuf vivant (empruntè à Fol).

Un trop petit nombre d'œufs ont été étudiés d'une manière suffisante relativement à la manière dont se comporte la vésicule germinative pour que les conclusions générales que l'on peut formuler à présent soient considérées autrement que comme provisoires.

Il est cependant parfaitement certain qu'au moment de la maturation de l'œuf, la vésicule germinative subit des transformations particulières qui sont au moins en partie d'un caractère régressif. Ces transformations peuvent commencer longtemps avant que l'œuf n'atteigne la période de maturité ou seulement après qu'il est pondu. Elles consistent dans l'irrégularité et le peu de netteté du contour de la vésicule germinative, la résorption de sa membrane, la fusion partielle de son contenu dans le vitellus, la disparition du réseau, la fragmentation et la disparition de la tache germinative. La destinée exacte de la tache germinative unique ou des diverses taches lorsqu'il y en a plusieurs est encore obscure.

La métamorphose régressive de la vésicule germinative est suivie dans un grand nombre de cas par la conversion de ce qui en reste en un fuseau strié semblable à un noyau qui va se diviser. Ce fuseau se porte à la surface de l'œuf et se divise pour former la cellule ou les cellules polaires de la manière décrite plus haut. La partie qui reste dans l'œuf forme enfin le pronucléus femelle.

On n'a jusqu'à présent observé cette série de transformations de la vésicule germinative que dans un certain nombre de cas qui cependant comprennent des exemples de plusieurs divisions des Cœlentérés, des Échinodermes, des Mollusques, de quelques Vers [Turbellariés, (*Leptoplana*), Nématodes, Hirudinées, *Alciope*, *Sagitta*], d'Ascidiens, etc. Il est très possible, pour ne pas dire probable, que de telles transformations sont universelles dans le règne animal, mais l'état actuel de nos connaissances ne justifie pas cette affirmation.

Chez les Craniotes en particulier, la connaissance que nous avons de la formation des globules polaires est loin d'être satisfaisante. Dans le *Petromyzon*, Kupffer et Benecke ont prouvé avec évidence qu'un globule polaire se forme avant la fécondation et un second en rapport avec une protubérance spéciale du protoplasma après la fécondation. Une partie de la vésicule germinative reste dans l'œuf à l'état de pronucléus femelle. Chez l'Esturgeon, la vésicule germinative s'atrophie et se fragmente avant la fécondation et plus tard on en retrouve une partie à l'état de masse granuleuse à la surface de l'œuf, tandis qu'une autre partie forme le pronucléus femelle.

Chez les Amphibiens, les observations de Hertwig (n° 90) et de Bambeke (n° 77) tendent à montrer qu'après que la vésicule germinative a acquis une situation superficielle au pôle pigmenté de l'œuf, son contenu se mélange en partie avec le vitellus et est en partie rejeté hors de l'œuf à l'état de masse granuleuse après la fécondation. Une partie reste dans l'œuf et forme un pronucléus femelle. On ne sait pas s'il y a une véritable division de la vésicule germinative comme dans les cas typiques.

OEllacher (n° 95) par une série d'observations scrupuleuses sur l'œuf de la Truite, puis sur celui de l'Oiseau, a démontré que pendant que l'œuf est encore dans l'ovaire la vésicule germinative subit une sorte de dégénérescence et est enfin rejetée, au moins en partie. Mes propres observations sur les Elas-

mobranches qui demandent à être étendues et confirmées tendent à montrer que cette partie peut être la membrane. Ed. van Beneden (n° 78) a fait quelques observations importantes sur le Lapin ; voici sa description. Lorsque l'œuf approche de la maturité la vésicule germinative prend une position excentrique et se fond avec la couche périphérique de l'œuf pour former la *lentille cicatriculaire*. Puis la tache germinative gagne la surface de la lentille cicatriculaire et forme la *plaque nucléolaire*, en même temps la membrane de la vésicule germinative disparaît, bien qu'elle s'unisse probablement avec la plaque nucléolaire. Le plasma du noyau se réunit alors en une masse définie et forme le *corps nucléoplasmique*. Enfin la plaque nucléolaire prend une forme ellipsoïdale et devient le *corps nucléolaire*. Il ne reste alors rien de la vésicule germinative primitive que le corps nucléolaire et le corps nucléoplasmique, l'un et l'autre situés encore dans l'intérieur de l'œuf. Au stade suivant on ne peut trouver dans l'œuf aucune trace de la vésicule germinative, mais en dehors de lui, près du point où les restes de la vésicule étaient situés auparavant, existe un globule polaire qui se compose de deux parties dont l'une se colore fortement et ressemble au corps nucléolaire et l'autre ne se colore pas, mais est semblable au corps nucléoplasmique. Van Beneden en conclut que les parties constituantes du globule polaire sont les deux produits de la vésicule germinative rejetés. On nous permettra peut-être de penser que de nouvelles observations sur ce point difficile montreront qu'une partie de la vésicule germinative reste dans l'œuf pour former le pronucléus femelle.

Pour ce qui est des Invertébrés, on peut appeler l'attention sur les observations de Bütschli (n° 80). Bien que chez le *Cucullanus*, les globules polaires se forment d'une manière normale, cependant chez les Nématodes en général Bütschli n'a pas pu trouver la modification en fuseau de la vésicule germinative mais il établit que la vésicule germinative subit une dégénérescence, son contour devenant indistinct et la tache germinative disparaissant. La position de la vésicule germinative continue d'être marquée par un espace clair qui se rapproche peu à peu de la surface de l'œuf. Lorsqu'il arrive en contact avec la surface un petit corps sphérique, le reste de la vésicule germinative devient visible et enfin est rejeté. L'espace clair disparaît ensuite.

En dehors des types qui viennent d'être cités et qui très probablement se montreront normaux dans le mode de formation des globules polaires, il y a un grand nombre de types comprenant l'ensemble des Rotifères et des Arthropodes avec quelques exceptions douteuses (1 et 2), chez lesquels les cellules polaires ne peuvent

(1) Le meilleur exemple de ce qui semble être une cellule polaire chez les Arthropodes est un corps récemment trouvé par Grobben (Entwicklungsgeschichte d. *Moina rectirostris*. — Claus. *Arbeiten*, II, 1879) près de la surface du protoplasma au pôle animal des œufs d'été parthénogénétiques du *Moina rectirostris* espèce de Cladocère. Ce corps se colore fortement par le carmin, mais diffère des cellules polaires normales en ce qu'il n'est pas séparé de l'œuf, et son identification avec une cellule polaire doit rester douteuse jusqu'à ce que l'on ait montré qu'il dérive de la vésicule germinative.

(2) Henneguy a observé chez l'*Asellus aquaticus* deux ou quatre globules polaires libres dans l'espace qui sépare le vitellus du chorion, il les a même vus se détacher du vitellus, mais sans pouvoir constater leurs rapports avec la vésicule germinative (Sur l'existence des globules polaires dans l'œuf des Crustacés, *Bull. de la Soc. philomathique*, 7e série, IV, 1880) (*Trad.*).

pas jusqu'ici être considérées comme ayant été observées d'une manière satisfaisante.

Les plus importants des cas douteux parmi les Rotifères et les Arthropodes sont les suivants.

Flemming (n° 83) a trouvé que dans les œufs d'été probablement parthénogénétiques du *Lacinularia socialis* la vésicule germinative approche de la surface et devient invisible et que postérieurement une faible échancrure indique le point où elle a disparu. Flemming pense qu'une cellule polaire est située dans le creux de cette échancrure bien qu'il ne l'ait pas vue d'une manière nette.

Hoek (1) croit avoir trouvé un globule polaire dans l'œuf du *Balanus balanoïdes*, mais ses observations ne sont pas complètement satisfaisantes.

Bütschli, qui a expressément cherché les globules polaires dans les œufs des Rotifères, n'a pu en trouver aucune trace, bien qu'il ait vu que quand l'œuf devient mûr, la vésicule germinative se réduit à la moitié de sa grosseur primitive. Dans les œufs parthénogénétiques de l'*Aphis*, il n'a pas non plus réussi à trouver une trace de globules polaires quoique la vésicule germinative après que la tache germinative s'est fragmentée approche de la surface et disparaisse.

Quel que puisse être le résultat d'investigations plus étendues, il est évident que la formation des cellules polaires suivant le type décrit plus haut est un fait très constant. Son importance est accrue par la découverte faite par Strasburger de l'existence d'un phénomène analogue chez les Plantes. Deux questions relatives à ce phénomène se posent et demandent à être résolues : 1° quelles sont les conditions de son occurrence par rapport à la fécondation ? 2° quelle signification a-t-il dans le développement de l'œuf ou de l'embryon ?

La réponse à la première de ces questions n'est pas difficile à trouver. La formation des globules polaires est indépendante de la fécondation et est l'acte final de l'accroissement normal de l'œuf. Dans quelques types, les cellules polaires se forment pendant que l'œuf est encore dans l'ovaire, comme par exemple chez quelques espèces d'Oursins, chez l'Hydre, etc., mais, dans l'état actuel de nos connaissances, bien plus généralement après que l'œuf a été pondu. Dans certains cas, l'émission des globules polaires précède la fécondation, dans d'autres cas, elle la suit, mais rien n'indique qu'alors le processus soit influencé par le contact de l'élément mâle. Chez l'*Asterias*, comme l'ont montré O. Hertwig et Fol, la formation des cellules polaires peut indifféremment précéder ou suivre la fécondation, fait qui démontre clairement l'indépendance des deux phénomènes.

A la seconde des deux questions, il ne semble malheureusement

(1) Zur Entwicklung d. Entomostraken (*Niederlandischer Archiv. f. Zoologie*, III, p. 62).

pas possible à présent de donner une réponse qui puisse être regardée comme satisfaisante.

Les transformations régressives de la membrane de la vésicule germinative qui précèdent la formation des globules polaires peuvent avec beaucoup de probabilité être considérées comme un prélude à un renouvellement d'activité du contenu de la vésicule et sont peut-être rendues nécessaires par la grande épaisseur de la membrane qui résulte d'une période prolongée d'accroissement passif. Cette suggestion ne nous aide cependant pas à expliquer la formation des globules polaires par un processus identique à la division cellulaire. L'expulsion d'une partie de la vésicule germinative pour former les globules polaires peut probablement être comparée à l'expulsion d'une partie du noyau primitif qui, si nous nous rapportons aux belles recherches de Bütschli, a lieu pendant la conjugaison des Infusoires comme prélude à la formation d'un nouveau noyau. Cette comparaison est due à Bütschli et ferait regarder la formation des globules polaires comme aidant d'une manière quelconque bien qu'inconnue le phénomène de la régénération de la vésicule germinative. Des vues analogues sont émises par Strasburger et par Hertwig qui considèrent la formation des globules polaires comme un phénomène d'excrétion ou de rejet de matériaux inutiles. De telles hypothèses, malheureusement, ne nous conduisent pas très loin.

Je suggérerais que, dans la formation des globules polaires, une portion des parties constituantes de la vésicule germinative indispensables pour qu'elle fonctionne comme un noyau complet et indépendant est rejetée pour faire place à l'accès des parties nécessaires qui lui seraient rendues par le noyau spermatique.

Mon opinion implique qu'après la formation des cellules polaires, ce qui reste de la vésicule germinative dans l'intérieur de l'œuf (le pronucléus femelle) est incapable de se développer davantage sans l'addition de la partie nucléaire de l'élément mâle (spermatozoïde), et que s'il ne se formait pas de globule polaire, la parthénogénèse pourrait normalement exister. Cette hypothèse serait considérablement appuyée s'il venait à être établi d'une manière définitive qu'il ne se forme pas de globules polaires chez les Arthropodes et les Rotifères, puisque la parthénogénèse ne se produit d'une manière normale que dans ces deux groupes. C'est certainement une coïncidence remarquable que ce sont les deux seuls groupes dans lesquels des globules polaires n'ont pas jusqu'ici été observés d'une manière satisfaisante.

Il est peut-être possible que la partie expulsée dans la formation des globules polaires ne soit pas absolument essentielle, et cela semble à première vue résulter du fait que la parthénogénèse est possible dans des formes où la fé-

condation a lieu normalement. La question de l'authenticité des observations faites sur ce point est trop longue pour être traitée ici (1), mais en admettant, comme nous devons probablement le faire, qu'il y a des cas authentiques de parthénogénèse de ce genre, on n'est pas en droit de considérer comme établi sans des observations plus étendues que le fait du développement dans ces cas rares ne peut pas résulter de ce que les globules polaires ne se sont pas formés comme d'ordinaire et que, lorsque les globules polaires se forment, le développement sans fécondation est impossible.

Selenka a trouvé dans le cas du *Purpupa lapillus* qu'aucun globule polaire ne se forme dans les œufs qui ne se développent pas, mais il n'en est pas de même d'après les observations de Bütschli chez la Néritine.

Les remarquables observations de Greeff (n° 88) sur le développement parthénogénétique des œufs d'*Asterias rubens* s'élèvent cependant fortement contre cette hypothèse. Greef a trouvé que dans les circonstances normales, les œufs de cette espèce d'étoile de mer se développent sans fécondation dans l'eau de mer simple. Le développement est absolument régulier et normal bien que beaucoup plus lent que dans le cas des œufs fécondés. Il n'établit pas d'une manière expresse qu'il se forme des globules polaires, mais il ne peut pas y avoir de doute que sa description ne l'implique. La description de Greef est si précise et si circonstanciée qu'il n'est pas aisé de croire qu'aucune erreur s'y soit glissée; mais ni Hertwig, ni Fol, n'ont pu répéter ses expériences, et il nous est permis d'en attendre une nouvelle confirmation avant de les accepter complètement.

A la suggestion déjà faite sur la fonction des cellules polaires, je me hasarderai à ajouter la suivante : *que la faculté de former des cellules polaires a été acquise par l'œuf dans le but exprès de prévenir la parthénogénèse.*

L'explication donnée par M. Darwin (2) des effets préjudiciables de l'autofécondation, c'est-à-dire l'absence d'une différenciation suffisante dans les éléments sexuels, s'appliquerait avec beaucoup plus de force aux cas de parthénogénèse.

Dans la production de nouveaux individus, deux circonstances sont évidemment favorables à l'espèce : 1° que le plus grand nombre possible de nouveaux individus soit produit ; 2° que les individus soient aussi vigoureux que possible. La différenciation sexuelle (même chez les hermaphrodites) est certainement très défavorable à la production du plus grand nombre possible d'individus. On ne peut guère douter que l'œuf n'ait en puissance la faculté de se développer *par lui-même* en un nouvel individu et par conséquent si

(1) Les exemples cités par Siebold (*Parthenogenesis d. Arthropoden*) ne sont pas entièrement satisfaisants. Dans le cas de Hensen, p. 234, la fécondation aurait été possible si nous supposons les spermatozoïdes capables de pénétrer dans la cavité générale par l'orifice ouvert de l'oviducte intact, et bien que les exemples d'OEllacher aient plus de valeur, il semble encore qu'il a difficilement pris toutes les précautions nécessaires spécialement en ce que l'on ne sait pas pendant combien de temps les spermatozoïdes peuvent vivre dans l'oviducte. Pour la méthode d'observation d'OEllacher, voyez *Zeit. f. wiss. Zool.*, XXII, p. 202. Un exemple meilleur est celui d'une Truie donné par Bischoff (*Ann. disc. nat.*, 3e série, II, 1844). Les œufs non fécondés furent trouvés divisés en segments, mais les segments ne contenaient pas le noyau ordinaire et n'étaient peut-être rien autre chose que des parties d'un œuf réduit en fragments.

(2) Darwin, Des effets de la fécondation croisée et directe dans le règne végétal. Trad. fr. Paris, 1877, p. 455.

l'absence de différenciation sexuelle n'était pas très préjudiciable à la vigueur du produit, la parthénogénèse se présenterait sûrement d'une manière très constante : et par analogie avec les dispositions qui chez les Plantes préviennent l'autofécondation, nous devons nous attendre à trouver à la fois chez les Animaux et chez les Plantes quelque artifice qui empêche l'œuf de se développer par lui-même sans fécondation. Si mon hypothèse sur les cellules polaires est exacte, la formation de ces corps joue ce rôle.

La reproduction par bourgeonnement ou par fractionnement a probablement fait son apparition comme moyen d'accroître le nombre des individus produits, de sorte que la coexistence de la reproduction asexuelle avec la reproduction sexuelle doit être considérée comme une sorte de compensation pour la perte de la rapidité de reproduction due à la parthénogénèse. Chez les Arthropodes et les Rotifères, la place du bourgeonnement a été prise par la parthénogénèse qui peut être d'une occurrence fréquente, bien que non toujours nécessaire comme chez différents Branchiopodes (*Apus*, *Limnadia*, etc.) et Lepidoptères (*Psyche helix*, etc.); ou d'une occurrence régulière pour la production d'un sexe comme chez les Abeilles, les Guêpes, les *Nematus*, etc., ou bien se rencontrer seulement à un certain stade du cycle du développement où tous les individus reproduisent leur espèce par parthénogénèse, comme chez les Pucerons, les Cécidomyes, les Insectes gallicoles (*Neuroterus*), etc.), les Daphnies (1).

Dans mon hypothèse, la possibilité de la parthénogénèse ou tout au moins sa fréquence chez les Arthropodes et les Rotifères peut être due à l'absence de cellules polaires. Chez tous les Animaux, autant que je le connais, du moins, la fécondation a toujours lieu à un moment (2), mais il y a dans le règne végétal des cas où la parthénogénèse semble pouvoir se représenter pendant une période indéfinie. Un des meilleurs exemples paraît être celui du *Cœlebogyne*, Euphorbiacée exotique introduite en Europe, qui produit régulièrement des graines fertiles, bien qu'il ne se montre jamais de fleurs mâles. Les récentes recherches de Strasburger ont cependant montré que chez le *Cœlebogyne* et d'autres Phanérogames parthénogénétiques, les embryons se forment par le *bourgeonnement* et par le développpement subséquent de cellules appartenant à l'ovule. Cela étant le cas, il est impossible de dire de ces plantes qu'elles sont réellement parthénogénétiques, puisque les embryons contenus dans la graine d'une fleur qui n'a certainement pas été fécondée peuvent être formés *non par le développement de l'œuf*, mais par le bourgeonnement du tissu environnant de l'ovule.

L'opinion émise plus haut sur la nature des globules polaires ne doit pas être regardée autrement que comme une hypothèse.

(1) M. J.-A. Osborne a récemment montré (*Nature*, 4 sept. 1879) que les œufs d'un Coléoptère (*Gastrophysa raphani*) peuvent parfois se développer, jusqu'à un certain point du moins, sans l'influence du mâle *.

(2) Il n'est pas jusqu'ici prouvé d'une manière certaine que le *Dicyema* qui fait exception en apparence produise de véritables œufs. Si ses germes sont de véritables œufs, il fait exception à la règle énoncée.

* Il en est de même d'après Jobert chez un autre Coléoptère, l'*Adoxus vitis* (*Comp. rend. de l'Acad. des sc.*, XCIII, 1881, p. 975) (*Trad.*).

Fécondation de l'œuf.

On est arrivé à une connaissance beaucoup plus certaine des effets de la fécondation que des transformations de la vésicule germinative qui la précèdent, et en outre il semble y avoir une beaucoup plus grande uniformité dans la série des phénomènes qui en résultent.

Nous allons reprendre l'*Asterias glacialis* comme type. La partie de la vésicule germinative qui reste dans l'œuf après la formation de la seconde cellule polaire se transforme en plusieurs petites vésicules (fig. 29) qui se réunissent en un seul noyau clair. Ce noyau gagne peu à peu le centre de l'œuf, et dans le protoplasma apparaissent des stries rayonnant autour de lui comme d'un centre (fig. 30). Ce noyau est appelé *pronucléus femelle*.

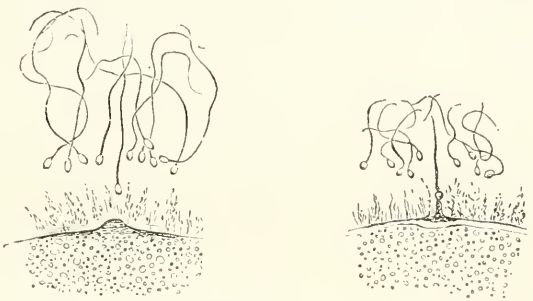


Fig. 31. — Faibles portions de l'œuf de l'*Asterias glacialis*. Les spermatozoïdes sont représentés enveloppés dans la membrane mucilagineuse. En A, il se forme à la surface de l'œuf une protubérance dirigée vers le spermatozoïde le plus voisin ; en B, le spermatozoïde et la protubérance se sont rencontrés (empruntè à Fol).

Par l'action des réactifs, on peut y voir un nucléole. Chez l'*Asterias glacialis*, le moment le plus favorable pour la fécondation est environ une heure après la formation du pronucléus femelle. Si à ce moment on permet à des spermatozoïdes d'arriver au contact de l'œuf, leurs têtes pénètrent bientôt dans son enveloppe mucilagineuse. Un protubérance dirigée vers le spermatozoïde le plus voisin apparaît dans la couche superficielle de protoplasma et s'accroît jusqu'à ce qu'elle arrive en contact avec le spermatozoïde (fig. 31 A et B). Dans les circonstances normales, le spermatozoïde qui rencontre la protubérance est le seul qui prenne part à la fécondation ; il pénètre dans l'œuf en traversant la protubérance. La queue du spermatozoïde qui cesse d'être mobile reste visible pendant quelque temps après que la tête est dans l'intérieur de l'œuf, mais à sa place on voit bientôt un corps conique pâle qui est cependant probablement en partie un produit de

sa métamorphose (fig. 32). Il finit par être absorbé par le corps de l'œuf.

Au moment du contact entre le spermatozoïde et l'œuf, la couche externe du protoplasma du dernier se différencie en une membrane distincte qui se sépare de l'œuf et empêche la pénétration d'autres spermatozoïdes. Au point où le spermatozoïde est entré il reste dans la membrane un orifice cratériforme par lequel on peut d'abord voir faire saillie la queue métamorphosée du spermatozoïde.

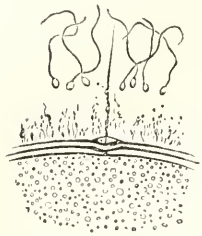


Fig. 32. — Portion de l'œuf d'*Asterias glacialis* après la pénétration d'un spermatozoïde dans l'œuf, montrant la protubérance de l'œuf dans laquelle le spermatozoïde est engagé. Une membrane vitelline avec un orifice cratériforme est distinctement formée (empruntée à Fol).

La tête du spermatozoïde, lorsqu'elle est dans l'œuf, forme un noyau auquel on peut donner le nom de *pronucléus mâle*. Il augmente de volume, probablement en assimilant de la substance de l'œuf et autour de lui apparaît un espace clair dépourvu de sphérules vitellines. Peu après sa formation, le protoplasma qui l'entoure prend une disposition rayonnante (fig. 33). A quelque point de l'œuf que le spermatozoïde ait pénétré, il s'avance peu à peu vers le pronucléus femelle. Ce dernier autour duquel le protoplasma n'a plus sa disposition rayonnante reste immobile jusqu'à ce que les stries radiaires qui partent du pronucléus mâle arrivent en contact avec lui, après quoi du repos il passe à l'activité et s'approche rapidement du pronucléus mâle, probablement par le moyen de ses contractions amœboïdes propres et enfin se fusionne avec lui (fig. 34-36).

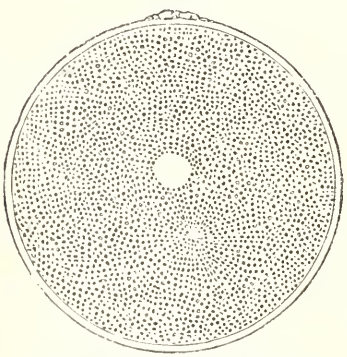


Fig. 33. — Œuf d'*Asterias glacialis* avec pronucléus mâle et femelle présentant une striation radiaire autour du premier (empruntée à Fol).

Pendant que le pronucléus mâle approche du pronucléus femelle, ce dernier, d'après Selenka, émet des processus protoplasmiques qui enveloppent le premier. La fusion véritable n'a lieu qu'après que les deux pronucléus sont restés quelque temps en contact. Pendant qu'ils s'approchent l'un de l'autre, le protoplasma de l'œuf exécute des mouvements amœboïdes.

Le produit de la fusion des deux pronucléus constitue le premier noyau de segmentation (fig. 37) qui bientôt va se diviser pour former les noyaux des deux premières sphères de segmentation.

Le phénomène qui vient d'être décrit consiste essentiellement dans la fusion de la cellule mâle et de la cellule femelle. Dans cet acte, le

protoplasma des deux cellules aussi bien que leurs noyaux entre en coalescence puisque le spermatozoïde tout entier qui a été absorbé par l'œuf est une cellule dont la tête est le noyau.

Il est évident que l'œuf après la fécondation est un élément abso -

Fig. 34, 35 et 36. — Trois stades successifs dans la fusion des pronucléus mâle et femelle chez l'*Asterias glacialis*. — OEuf vivant (emprunté à Fol).

lument différent de l'œuf avant la fécondation et si l'usage du même nom pour désigner l'œuf dans les deux conditions n'était pas absolument courant, il serait avantageux d'appeler d'un nom spécial tel que *oosperme* l'œuf après sa fusion avec le spermatozoïde.

Parmi les premières observations faites sur ce sujet, il suffit peut-être de citer celle de Ed. van Beneden sur l'œuf du Lapin, montrant la présence de deux noyaux avant le commencement de la segmentation. Bütschli a été le premier à établir d'après l'observation du *Rhabditis dolichura* que le premier noyau de segmentation provient de la fusion de deux noyaux et ce fait a été confirmé postérieurement avec plus de détails pour l'*Ascaris nigrovenosa* par Auerbach (n° 76). Ni l'un ni l'autre de ces auteurs n'a donné d'abord une interprétation correcte des résultats qu'il avait obtenus. Plus tard Bütschli (n° 80) est arrivé à conclure que dans un grand nombre de cas (*Lymnæus*, *Nephelis*, *Cucullanus*, etc.) le noyau en question se formait par la fusion de deux ou d'un plus grand nombre de noyaux, et Strasburger a d'abord émis la même opinion pour le *Phallusia*, mais l'a retirée depuis. Bien que la description de Bütschli tienne, semble-t-il, à une fausse interprétation des apparences, il est arrivé cependant à une conception exacte de ce qui a lieu dans la fécondation. Van Beneden (n° 78) a décrit chez le Lapin, la formation du premier noyau de segmentation par deux noyaux, l'un périphérique et l'autre central et a déduit de ses observations que le noyau périphérique dérivait de l'élément spermatique. Il était réservé à Oscar Hertwig (n° 89) de décrire chez l'*Echinus lividus* la pénétration d'un spermatozoïde dans l'œuf et la formation par lui du pronucléus mâle.

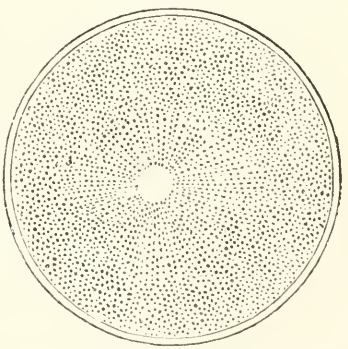


Fig. 37. — OEuf d'*Asterias glacialis* après la coalescence des pronucléus mâle et femelle (emprunté à Fol).

Le fait général que la fécondation consiste dans la fusion du sper-

matozoïde et de l'œuf a maintenant été établi pour quelques formes du plus grand nombre des groupes d'Invertébrés (les Arthropodes et les Rotifères exceptés). Parmi les Vertébrés, il a été également montré par Ed. van Beneden que le premier noyau de segmentation est formé par la coalescence des pronucléus mâle et femelle. Calberla, puis Kupffer et Benecke ont démontré qu'un seul spermatozoïde pénètre d'abord dans l'œuf chez le *Petromyzon*.

Le contact du spermatozoïde avec la membrane de l'œuf cause chez le *Petromyzon* des mouvements actifs du protoplasma de l'œuf et une rétraction du protoplasma qui s'écarte de la membrane.

Chez les Amphibiens, van Bambeke (n° 75) et Hertwig (n° 90) ont montré que l'apparition d'une traînée pigmentée spéciale s'enfonçant dans l'intérieur de l'œuf depuis la surface du pôle pigmenté et contenant à son extrémité interne un noyau dans un espace clair est le résultat de la fécondation. On ne peut guère douter que ce noyau ne soit le pronucléus mâle et que la traînée pigmentée n'indique le trajet qu'il a parcouru. Près de lui, Hertwig a montré que l'on trouve un autre noyau, le pronucléus femelle et qu'ils finissent par se fusionner l'un avec l'autre. Chez les Amphibiens, les phénomènes qui accompagnent la fécondation sont évidemment de même nature que chez les Invertébrés. Une série de phénomènes exactement semblables à ceux qui s'observent chez les Amphibiens a lieu comme l'a montré Salensky chez l'Esturgeon.

Bien que les observateurs les plus récents, Hertwig, Fol, Selenka, Strasburger, etc., s'accordent d'une manière générale sur les faits principaux de la pénétration d'un spermatozoïde dans l'œuf, de la formation du pronucléus mâle et de sa fusion avec le pronucléus femelle, il y a encore dans les diverses descriptions des différences de détail qui tiennent sans doute en partie aux difficultés de l'observation, mais en partie aussi à ce que les observations n'ont pas toutes été faites sur la même espèce. Hertwig n'entre pas dans les détails de la pénétration active du spermatozoïde dans l'œuf, mais dans son dernier mémoire il établit que l'on peut observer de grandes différences dans les phénomènes qui suivent la fécondation suivant le moment relatif où elle s'effectue. Lorsque chez l'*Asterias*, la fécondation a lieu une heure environ après que l'œuf est pondu et avant la formation des cellules polaires, le pronucléus mâle paraît d'abord exercer peu d'influence sur le protoplasma, mais après la formation de la seconde cellule polaire, les stries radiaires qui l'entourent deviennent très marquées et le pronucléus augmente rapidement de volume. Lorsque enfin il s'unit avec le pronucléus femelle il est de même dimension que lui. Dans le cas où la fécondation est retardée de quatre heures, le pronucléus mâle ne devient jamais aussi gros que le pronucléus femelle. Pour l'effet du moment où la fécondation a lieu l'*Asterias* semble pouvoir servir de type. Ainsi chez les *Hirudinées*, les *Mollusques* et les *Nématodes* la fécondation a lieu normalement avant que la formation des globules polaires ne soit achevée et le pronucléus mâle est en conséquence

aussi gros que le pronucléus femelle. Chez l'*Echinus* au contraire où les globules polaires se forment dans l'ovaire, le pronucléus mâle est toujours petit.

Selenka qui a observé la formation du pronucléns mâle chez le *Toxopneustes variegatus* diffère sur certains points de Fol. Il trouve que d'ordinaire, quoique non toujours, un seul spermatozoïde pénètre dans l'œuf et que bien que la pénétration puisse avoir lieu à n'importe quel point de la surface de l'œuf, elle s'effectue en général au point marqué par une faible proéminence où les cellules polaires se sont formées. Le spermatozoïde pénètre d'abord dans l'enveloppe muqueuse de l'œuf dans laquelle il nage, puis sa tête s'enfonce dans la protubérance polaire.

Il est un point important auquel il n'a été fait allusion jusqu'ici que d'une manière indirecte : c'est le nombre de spermatozoïdes nécessaire pour effectuer la fécondation.

Le témoignage concordant de presque tous les observateurs tend à montrer qu'un seul est nécessaire pour ce but. Mais le nombre des cas observés est trop petit pour permettre une généralisation satisfaisante.

Hertwig et Fol ont l'un et l'autre fait des observations sur les résultats de la pénétration dans l'œuf de plusieurs spermatozoïdes. Fol observe que quand la fécondation a été retardée trop longtemps, la membrane vitelline se forme avec une lenteur relative et que plusieurs spermatozoïdes peuvent ainsi pénétrer. Chaque spermatozoïde forme un pronucléus distinct entouré d'un aster, et plusieurs pronucléus mâles se fusionnent d'ordinaire avec le pronucléus femelle. Chaque pronucléus mâle paraît exercer une influence répulsive sur les autres pronucléus mâles, mais être attiré par le pronucléus femelle. Lorsqu'il y a plusieurs pronucléus mâles, la segmentation est irrégulière et la larve qui en résulte monstrueuse. Ces faits établis par Fol et Hertwig sont jusqu'à un certain point en contradiction avec les résultats plus récents de Selenka. Chez le *Toxopneustes variegatus*, Selenka a trouvé que bien que la fécondation soit d'ordinaire effectuée par un seul spermatozoïde, plusieurs peuvent cependant y prendre part. Le développement continue pourtant à être normal, au moins jusqu'au stade de gastrula, lorsque trois ou quatre spermatozoïdes entrent dans l'œuf presque simultanément. Dans ces circonstances chaque spermatozoïde forme un pronucléus et un aster spécial. Selenka pense (en se fondant apparemment plutôt sur des considérations à priori que sur les résultats de l'observation directe) que le développement normal ne peut se produire lorsque plus d'un pronucléus mâle se fusionne avec le pronucléus femelle, il admet que dans les cas où il a observé un développement normal après la pénétration de plus d'un spermatozoïde, le plus grand nombre des pronucléus mâles étaient résorbés.

On peut remarquer que tandis que les observations de Fol et de Hertwig ont été délibérément faites sur des œufs dans lesquels la fécondation était retardée jusqu'à ce qu'ils aient perdu leur activité primi-

tive, celles de Selenka ont porté sur des œufs complètement frais ; et il ne semble pas impossible que les symptômes pathologiques rencontrés dans leurs embryons par les deux premiers auteurs soient dus à l'imperfection de l'œuf et non à l'entrée de plus d'un spermatozoïde. Ce n'est naturellement là qu'une simple suggestion qui demande à être mise à l'épreuve de nouvelles observations.

Kupffer et Benecke ont en outre montré que bien qu'un seul spermatozoïde pénètre directement dans l'œuf chez la Lamproie, cependant d'autres spermatozoïdes traversent la membrane vitelline et sont attirés dans une protubérance protoplasmique spéciale qui apparaît après la fécondation.

L'acte de la fécondation peut être décrit comme la fusion de l'œuf et du spermatozoïde, et le trait le plus important de cet acte paraît être la fusion d'un noyau mâle et d'un noyau femelle ; ce fait ne se manifeste pas seulement dans la fusion active des deux pronucléus, mais il est mis en plus grande évidence encore par le fait que le pronucléus femelle est un produit du noyau de l'œuf primitif et que le pronucléus mâle est le produit de la métamorphose de la *tête* du spermatozoïde qui, comme il a été établi plus haut, contient elle-même une *partie* du noyau de la cellule spermatique primitive. Les cellules spermatiques tirent leur origine de cellules non distinguables des œufs primitifs, de telle sorte que la fusion qui a lieu est la fusion d'éléments morphologiquement semblables chez les deux sexes.

Ces conclusions s'accordent d'une manière très satisfaisante avec l'opinion adoptée dans l'introduction que la fécondation chez les Métazoaires est dérivée du phénomène de la conjugaison chez les Protozoaires.

SOMMAIRE

Dans ce que l'on peut probablement considérer comme un cas normal, la série de phénomènes suivante accompagne la maturation et la fécondation de l'œuf.

1° La vésicule germinative se porte à la surface de l'œuf.

2° La membrane de la vésicule germinative est résorbée, la tache germinative et le réseau nucléaire subissent une métamorphose.

3° Les restes de la vésicule germinative prennent la forme d'un fuseau, ces restes étant probablement formés en partie par la tache germinative.

4° Une extrémité du fuseau pénètre dans une protubérance protoplasmique de la surface de l'œuf.

5° Le fuseau se divise en deux moitiés : l'une restant dans l'œuf, l'autre dans la protubérance ; la protubérance se détache en même temps presque complètement de l'œuf et constitue une cellule polaire.

6° Une seconde cellule polaire se forme de la même manière que la première, une partie du fuseau restant encore dans l'œuf.

7° La partie du fuseau qui reste dans l'œuf se transforme en un noyau : le pronucléus femelle.

8° Le pronucléus femelle gagne le centre de l'œuf.

9° Un spermatozoïde pénètre dans l'œuf.

10° La tête du spermatozoïde se transforme en un noyau : le pronucléus mâle.

11° Des stries rayonnantes apparaissent autour du pronucléus mâle qui peu à peu se rapproche du pronucléus femelle.

12° Les pronucléus mâle et femelle se fusionnent pour former le premier noyau de segmentation.

(76) Auerbach. *Organologische Studien*, Heft 2. Breslau, 1874.

(77) Bambeke. Recherches s. l'embryologie des Batraciens (*Bull. de l'Acad. royale de Belgique*, 2e série, LXI. 1876).

(78) E. van Beneden. La maturation de l'œuf des Mammifères (*Bull. de l'Acad. royale de Belgique*, 2e série, XL (n° 12). 1875).

(79) E. van Beneden. Contributions à l'histoire de la vésicule germinative (*Bull. de l'Acad. royale de Belgique*, 2e série, XLI (n° 1). 1876).

(80) O. Bütschli. *Eizelle, Zelltheilung, und Conjugation der Infusorien*. Frankfurt, 1876.

(81) F. M. Balfour. On the Phenomena accompanying the Maturation and Impregnation of the Ovum (*Quart. J. of Micr. Science*, XVIII. 1878).

(82) Calberla. Befruchtungsvorgang beim Ei von Petromyzon Planeri (*Zeit. f. wiss. Zool.*, XXX).

(83) W. Flemming. Studien in d. Entwickelungsgeschichte der Najaden (*Sitz. d. k. Akad. Wien*, LXXI. 1875).

(84) H. Fol. Die erste Entwickelung des Geryonideneies (*Jenaische Zeitschrift*, VII. 1873).

(85) H. Fol Sur le développement des Ptéropodes (*Archives de Zoologie expérimentale et générale*, IV et V. 1875-6).

(86) H. Fol. Sur le commencement de l'Hénogénie (*Archives des Sciences physiques et naturelles*). Genève, 1877.

(87) H. Fol. *Recherches s. l. Fécondation et l. commen. d. l'Hénogénie*. Genève, 1879.

(88) R. Greeff. Ueb. d. Bau u. d. Entwickelung d. Echinodermen (*Sitzun. der Gesellschaft z. Beförderung d. gesammten Naturwiss. z. Marburg* (n° 5. 1876).

(89) Oscar Hertwig. Beit. z. Kenntniss d. Bildung, d. thier Eies (*Morphologisches Jahrbuch*, I. 1876).

(90) Oscar Hertwig. Id. (*Morphologisches Jahrbuch*, III. 1877).

(91) Oscar Hertwig. Weitere Beiträge (*Morphologisches Jahrbuch*, III. 1877).

(92) Oscar Hertwig. Beit. z. Kenntniss (*Morphololisches Jahrbuch*, IV. 1878).

(93) N. Kleinenberg. *Hydra*. Leipzig, 1872.

(94) C. Kupffer et B. Benecke. *Der Vorgang d. Befruchtung am Eie d. Neunaugen*. Königsberg. 1878.

(95) J. Œllacher. Beiträge zur Geschichte der Keimblaschens im Wirbelthiereie (*Archiv. f. Mikr. Anat.*, VIII. 1872).

(96) W. Salensky. Befruchtung u. Furchung d. Sterlets-Eies (*Zoologischer Anseiger*, (n° 11). 1878).

(97) E. Selenka. *Befruchtung des Eies von Toxopneustes variegatus*. Leipzig, 1878.

(98) Strasburger. *Ueber Zellbildung u. Zelttheilung*. Iena, 1876.

(99) Strasburger. *Ueber Befruchtung u. Zelttheilung*. Iena, 1878.

(100) C. O. Whitman. The Embryology of Clepsine (*Quart. J. of Micr. Science*, XVIII. 1878).

CHAPITRE III

LA SEGMENTATION DE L'ŒUF

Le résultat immédiat de la fusion des pronucleus mâle et femelle est la segmentation ou la division de l'œuf en parties d'ordinaire au nombre de deux, puis de quatre, huit, etc. La segmentation peut être décrite à deux points de vue : 1° la nature des phénomènes vitaux dont l'œuf est le siège pendant qu'elle s'effectue et que l'on peut appeler les phénomènes intimes de la segmentation ; 2° les caractères extérieurs de la segmentation.

Phénomènes intimes de la segmentation.

Flemming (1) a suivi d'une manière très complète les phases des phénomènes intimes de la segmentation telles qu'elles se manifestent dans l'œuf du *Toxopneustes* (*Echinus*), et a montré qu'elles sont essentiellement semblables aux phénomènes de la division cellulaire ordinaire. Elles consistent en transformations qui concernent en partie le noyau, en partie le protoplasma environnant. Voici d'abord les transformations du noyau. Le noyau s'allonge dans une direction formant angle droit avec le plan de segmentation, et le réseau chromatique (fixant les matières colorantes) qu'il renferme prend la forme d'un peloton de filaments qui bientôt se fragmente en portions d'égale longueur.

Puis la membrane du noyau devient indistincte, tandis que les filaments chromatiques se réunissent dans le plan équatorial pour former la plaque médiane ou équatoriale. Des deux côtés de cette plaque sont situés les deux pôles d'un fuseau de fibres striées non chromatiques rayonnant du pôle vers la plaque équatoriale. L'origine de ce fuseau est douteuse, on le considère d'ordinaire comme provenant de la portion non chromatique du noyau, mais Strasburger maintient qu'elle dérive du protoplasma de la cellule.

Les fibres chromatiques se séparent ensuite en deux masses qui se transportent vers les deux pôles du fuseau. Lorsqu'elles y arrivent, la division de l'œuf en deux parties se manifeste par une constriction

(1) Beiträge zur Kenntniss der Zelle und ihrer Lebenserscheinungen. (*Archiv. f. mikr. Anat.*, XX. 1881).

équatoriale à angles droits avec le grand axe du noyau. Le fuseau se divise en deux et ses fibres disparaissent. Les fibres chromatiques se réunissent en un peloton qui forme bientôt un réseau ordinaire autour duquel se développe une membrane ; ainsi se forment les deux noyaux.

Pendant ces transformations, il se différencie d'abord autour du noyau une couche protoplasmique claire de laquelle partent un grand nombre de stries rayonnantes rendues visibles par la disposition radiaire des granulations vitellines qui les séparent. Lorsque le noyau a pris une forme allongée, le protoplasma qui l'entoure se transporte à ses deux pôles et y forme une masse claire contenant un ou deux petits corpuscules polaires entourés par une figure étoilée formée de stries radiaires. Ces stries persistent jusqu'à la formation des noyaux filles.

Nous sommes, semble-t-il, dans une ignorance complète des causes physiques de la segmentation. L'opinion que le noyau est un centre d'attraction unique et que par une division le centre d'attraction devient double et amène la division de la cellule, paraît être insoutenable. La description déjà donnée du phénomène de la segmentation en lui-même suffit à réfuter cette hypothèse. Elle n'est pas non plus prouvée le moins du monde par le fait (montré par Hallez) que le plan de division de la cellule a toujours une relation définie avec la direction de l'axe du noyau.

Les arguments par lesquels Kleinenberg (n° 93) a essayé de démontrer que la division cellulaire est causée par des modifications dans la cohésion moléculaire du protoplasma de l'œuf, ont selon moi conservé toute leur force ; mais les découvertes récentes sur les modifications qui ont lieu dans le noyau pendant la division indiquent probablement que les changements moléculaires dans la cohésion du protoplasma sont intimement rattachés à ceux qui ont leur siège dans le noyau et en sont peut-être la cause. Ces modifications de la cohésion sont produites par une série de changements moléculaires dont on trouve des indications extérieures dans les modifications visibles de la constitution du corps de la cellule et du noyau avant la fécondation.

Outre les mémoires cités dans le chapitre précédent :

(101) W. Flemming. Beiträge z. Kenntniss d. Zelle u. ihrer Lebenserscheinungen (*Archiv. f. mikr. Anat.*, XVI. 1878).

(102) E. Klein. Observations on the glandular epithelium and division of nuclei in the skin of the Newt (*Quart. J. of. Micr. Science*, XIX. 1879).

(103) Peremeschko. Ueber d. Theilung d. thierischen Zellen (*Archiv. f. mikr. Anat.*, XVI. 1878).

(104) E. Strasburger. Ueber ein z. Demonstration geeignetes Zelltheilungs-Object (*Sitz. d. Jenaischen Gesell. f. Med. u. Naturwiss.*, Juillet, 1879).

Caractères extérieurs de la segmentation.

Dans le type de segmentation le plus simple qui soit connu, l'œuf se divise d'abord en deux, puis en quatre, huit, seize, trente-deux, soixante-quatre, etc. cellules (fig. 38) ; ces cellules, tant qu'elles sont

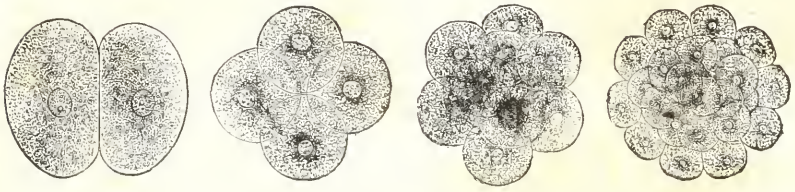


Fig. 38. — Divers stades de la segmentation (d'après Gegenbaur).

assez grosses, sont d'ordinaire désignées sous les noms de segments ou de sphères. A la fin d'une segmentation simple de ce genre l'œuf a pris la forme d'une sphère formée des segments de dimensions uniformes. Ces segments forment d'ordinaire une paroi (fig. 39 E) épaisse d'un seul rang de cellules entourant une cavité centrale appelée *cavité de segmentation* ou cavité de von Baer. Une telle sphère porte le nom de *blastosphère*. La cavité centrale apparaît d'ordinaire de très bonne

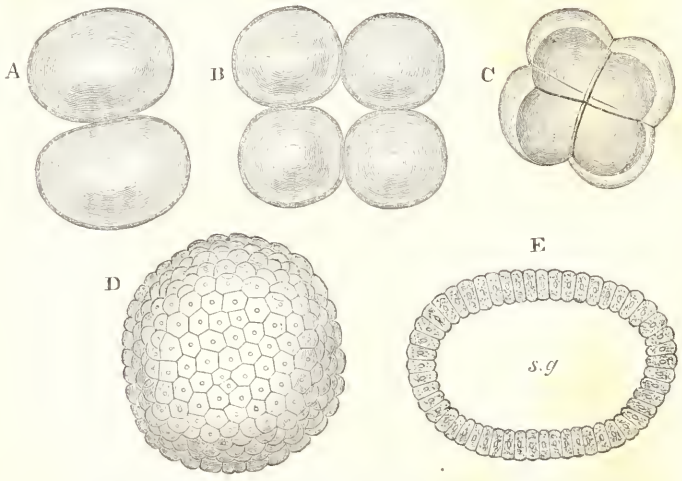


Fig. 39. — Segmentation de l'œuf de l'*Amphioxus* (d'après Kowalevsky) (*).

heure pendant la segmentation, dans un grand nombre de cas lorsqu'il existe seulement quatre segments (fig. 39 B).

(*) *sg*, cavité de segmentation. — A, stade de division en deux segments. — B, stade de division en quatre segments égaux. — C, stade dans lequel les quatre segments seront divisés par un sillon équatorial en huit segments égaux. — D, stade dans lequel une seule couche de cellules entoure une cavité de segmentation centrale. — E, stade un peu plus avancé en coupe optique.

Dans d'autres cas, qui cependant sont plus rares que ceux où il existe une cavité de segmentation, il n'y a aucune trace de cavité centrale et à la fin de la segmentation, l'œuf forme une sphère absolument pleine. Cette sphère pleine est appelée *morula*. On la rencontre chez certaines Éponges, un grand nombre de Cœlentérés, quelques Némertiens, etc., et chez les Mammifères ; dans ce dernier groupe cependant la segmentation n'est pas absolument régulière. Tous les états intermédiaires entre une vaste cavité de segmentation et une cavité centrale très réduite qui peut être entourée par plus d'une rangée de cellules ont été décrits.

La cavité de segmentation présente parfois, comme chez les *Sycandra*, les Cténophores et l'*Amphioxus*, la forme d'une perforation axile de l'œuf ouverte aux deux extrémités.

Lorsque l'on étudie un peu plus en détail le processus de la segmentation régulière, on trouve qu'il suit généralement un rhythme assez bien défini. L'œuf se divise d'abord suivant un plan que l'on peut appeler vertical en deux parties égales (fig. 39 A). Une seconde division suit la première et a également lieu dans un plan vertical, mais à angles droits avec le premier plan ; chacun des segments primitifs est ainsi divisé en deux moitiés (fig. 39 B). Le troisième plan de segmentation est horizontal ou équatorial et divise chacun des quatre segments en deux, formant ainsi huit segments (fig. 39 C). Au quatrième stade, la segmentation a lieu suivant deux plans verticaux formant des angles de 45° avec les deux premiers plans verticaux; tous les segments sont ainsi divisés en deux parties égales. Au cinquième stade, il y a deux plans équatoriaux, un de chaque côté du plan équatorial primitif, et à la fin de cette période il existe trente-deux sphères de segmentation. Soixante-quatre segments sont formés au sixième stade mais au delà des quatrième et cinquième stades on ne retrouve plus d'ordinaire la régularité primitive.

Dans un grand nombre de cas, il est impossible de reconnaître d'une manière nette le type de segmentation qui vient d'être décrit. On peut seulement constater qu'à chaque nouvelle segmentation chacun des segments déjà formés se divise en deux parties égales. Il n'est pas absolument certain qu'il n'y ait pas toujours quelque légère inégalité dans les segments formés permettant de distinguer de très bonne heure les pôles animal et végétatif de l'œuf. On rencontre la segmentation régulière dans des espèces de la plupart des groupes du règne animal. Elle est très commune chez les Éponges et les Cœlentérés. Bien que moins commune dans l'état actuel de la science chez les Vers, on la trouve encore dans un grand nombre des types inférieurs, comme les Nématodes, les Gordiacés, les Trématodes, les Némertiens (apparemment en règle générale), les *Sagitta*, les *Chætonotus*, quelques Géphyriens (*Phoronis*) ; bien que rare, elle se rencontre chez les Chétopodes (*Serpula*).

C'est le type ordinaire de segmentation chez les Echinodermes. Parmi les Crustacés elle paraît (pour les premières phases de la segmentation du moins) n'être pas rare dans les formes inférieures et exister même dans le groupe des Amphipodes (*Phronima*). Elle est cependant très rare chez les Trachéates, le *Podura* fournissant le seul exemple qui me soit connu. Elle est presque aussi rare chez les Mollusques que chez les Trachéates, mais se rencontre chez le *Chiton* et est très approchée chez quelques Nudibranches. Parmi les Vertébrés elle est presque complètement réalisée chez l'*Amphioxus* (1).

La plupart des œufs qui ont une segmentation parfaitement régulière sont de dimension très faible et contiennent rarement beaucoup de vitellus nutritif; dans la grande majorité des œufs, il existe cependant une quantité considérable de réserve nutritive d'ordinaire sous forme de sphérules vitellines très réfringentes. Ces sphérules vitellines sont plongées dans le protoplasma de l'œuf, mais dans la plupart des cas ne sont pas réparties d'une manière uniforme, mais moins serrées et plus petites à un pôle de l'œuf que partout ailleurs. Là où les sphérules vitellines sont le moins nombreuses, le protoplasma actif est nécessairement le plus concentré, et nous pouvons poser comme une loi générale (2) que la rapidité de la segmentation dans une partie quelconque de l'œuf est, d'une manière approximative, proportionnelle à la concentration du protoplasma en ce point; et que la dimension des segments est inversement proportionnelle à la concentration du protoplasma. Ainsi, les segments produits dans la partie de l'œuf où les sphérules vitellines sont le plus volumineuses et où par conséquent le protoplasma est le moins concentré sont plus volumineux que les autres segments et leur formation procède plus lentement.

Bien que lorsqu'il existe une grande quantité de vitellus nutritif il soit généralement distribué d'une manière inégale, il y a cependant un grand nombre de cas dans lesquels il n'est pas possible de constater cette inégalité de répartition d'une manière très nette. Dans la plupart de ces cas, la segmentation est cependant inégale, et il est probable qu'ils forment des exceptions plus apparentes que réelles à la loi énoncée plus haut. Quoique avant la segmentation le protoplasma puisse être uniformément distribué, dans beaucoup de cas néanmoins, comme chez les Mollusques, les Vers, etc. pendant ou au commencement de la segmentation, il se rassemble à un pôle et l'un des segments formés consiste en protoplasma transparent, tout le vitellus nutritif étant contenu dans l'autre segment qui est plus gros.

Segmentation inégale. — Le type de segmentation que je vais maintenant décrire a été appelé par Hæckel *segmentation inégale*, terme

(1) Chez le Lapin et probablement les autres Mammifères monodelphes la segmentation est presque bien que non entièrement régulière.

(2) Voy. F. M. Balfour. Comparison of the early stages of development in Vertebrates (*Quart. Journ. of. Micr. Science, July*, 1875).

que l'on peut avantageusement adopter. Je commencerai par le décrire tel qu'il se présente dans le cas typique et bien connu de la Grenouille (1).

L'œuf mûr de la Grenouille commune et de la plupart des autres Amphibiens anoures présente la structure suivante. Un hémisphère est de couleur noire et l'autre blanc; j'appellerai le premier, pôle supérieur, et le second, pôle inférieur. L'œuf est constitué par du protoplasma tenant en suspension de nombreuses sphérules vitellines. Les plus grosses sont situées au pôle inférieur, les plus petites au pôle supérieur, et les plus petites de toutes dans la couche périphérique du pôle supérieur dans laquelle il existe également du pigment qui détermine la couleur noire visible à la surface.

Le premier sillon formé est un sillon vertical. Il commence dans la moitié supérieure de l'œuf sur laquelle il s'étend rapidement et s'avance plus lentement dans la moitié inférieure. Aussitôt que le premier sillon s'est étendu sur l'œuf tout entier et a séparé complètement les deux moitiés, un second sillon vertical apparaît à angle droit avec le premier et se comporte de la même manière (fig. 40, 4).

Le sillon suivant est équatorial ou horizontal (fig. 40, 8), il n'appa-

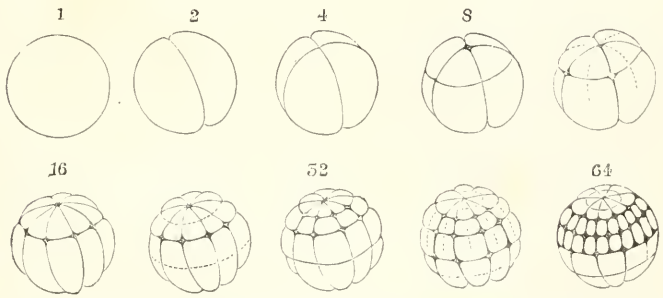


Fig. 40. — Segmentation de l'œuf de la Grenouille (emprunté à Ecker). Les numéros placés au-dessus des figures indiquent le nombre des segments du stade figuré.

raît pas *au véritable équateur* de l'œuf, mais beaucoup plus près du pôle supérieur. Il s'étend rapidement autour de l'œuf et divise chacun des quatre segments primitifs en deux parties, l'une plus grosse et l'autre plus petite. Ainsi à la fin de ce stade, il existe quatre petits et quatre gros segments. Au point où ils se rencontrent apparaît une petite cavité qui est la cavité de segmentation déjà décrite pour les œufs à segmentation uniforme. Cette cavité augmente de dimension dans les stades subséquents, des cellules plus petites forment son toit, et des cellules plus grosses son plancher. L'apparition

(1) Voyez Remak. *Entwicklung d. Wirbelthiere* et Götte. *Entwicklung d. Unke.*

du sillon équatorial est suivie par une période de repos, après quoi deux sillons verticaux se succédant rapidement se forment au pôle supérieur divisant chacun des quatre segments dont celui-ci est composé en deux. Bientôt ces sillons s'étendent au pôle inférieur, et lorsqu'ils sont complets, il existe seize segments, huit plus gros et huit plus petits (fig. 40, 16). Après un temps d'arrêt les huit segments supérieurs sont divisés par un sillon équatorial, et un peu plus tard, un sillon semblable divise les huit segments inférieurs. A la fin de ce stade, il existe par conséquent 16 petits et 16 gros segments (fig. 40, 32). Après que 64 segments ont été formés par des sillons verticaux qui apparaissent symétriquement aux deux pôles (fig. 40, 64), deux sillons équatoriaux se forment dans l'hémisphère supérieur, avant qu'il n'apparaisse un nouveau sillon dans l'hémisphère inférieur de sorte que la moitié supérieure de l'œuf est formée de 96 segments et l'inférieure seulement de 32. Il n'y a plus aucune régularité dans les stades suivants, mais l'hémisphère supérieur continue à se segmenter plus rapidement que l'inférieur. En même temps que le nombre des segments augmente, la cavité de segmentation s'accroît rapidement; et à la fin de la segmentation l'œuf forme une sphère contenant une cavité excentrique et constituée par deux parties inégales (fig. 41). La partie supérieure qui forme le toit de la cavité de segmentation consiste en cellules plus petites, la partie inférieure en cellules plus grosses contenant le vitellus nutritif.

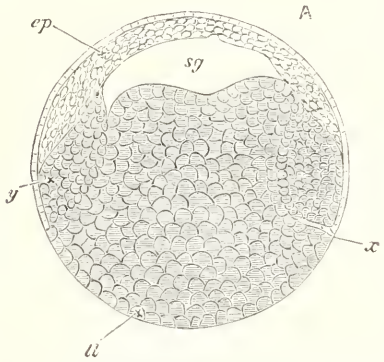


Fig. 41. — Coupe d'un œuf de Grenouille à la fin de la segmentation (*).

Le mode de segmentation de l'œuf de la Grenouille est typique pour les œufs à segmentation inégale, et il est digne de remarque que pour ce qui est au moins des trois premiers sillons, la segmentation suit le même rhythme dans les œufs à segmentation inégale que dans les œufs à segmentation uniforme. Il apparaît deux sillons verticaux suivis par un sillon équatorial. Les lois générales qui ont été établies pour la *rapidité* de la segmentation et la *dimension* des segments formés trouvent un bon exemple dans l'œuf de la Grenouille.

La plus grande partie des segments plus petits de l'œuf de la Grenouille sont destinés à entrer dans la constitution de l'épiblaste et les segments plus gros à former l'hypoblaste et le mésoblaste.

(*) *sg*, cavité de segmentation. — *ll*, grosses cellules remplies de vitellus nutritif. — *ep*, petites cellules du pôle formatif (épiblaste).

A quelques exceptions près (Lapin, Lymnée) la majorité des segments plus petits forment toujours l'épiblaste et des plus gros l'hypoblaste.

L'œuf de la Grenouille est un bon type moyen de la segmentation inégale ; dans beaucoup de cas, la segmentation inégale se rapproche beaucoup plus de la segmentation uniforme ; d'autres fois, elle s'en éloigne davantage.

Un cas bien connu dans lequel la segmentation se rapproche beaucoup de la segmentation régulière, est celui de l'œuf du Lapin qui a même souvent été pris pour exemple de segmentation régulière.

L'œuf du Lapin (1) se divise d'abord en deux sphères presque égales ; la plus grosse et la plus transparente des deux peut, d'après les parties auxquelles elle doit donner origine, être appelée épiblastique, et l'autre sphère, hypoblastique. Les deux sphères se divisent en quatre, puis, par un sillon équatorial, en huit, quatre épiblastiques et quatre hypoblastiques. L'une des dernières prend une position centrale. Puis les quatre sphères épiblastiques se divisent avant les quatre hypoblastiques ; ainsi est introduit un nouveau stade dans lequel il y a douze sphères. Il est suivi par un stade de seize et un stade de vingt-quatre. Pendant le stade de seize sphères et les suivants, les sphères épiblastiques enveloppent peu à peu les sphères hypoblastiques qui ne restent visibles à la surface qu'en un point seulement. Il n'y a pas de cavité de segmentation.

Chez la Pédicelline, genre de Bryozoaire entoprocte, il y a une segmentation subrégulière dans laquelle cependant les deux premières sphères primaires peuvent se distinguer à peu près de la même manière que dans le cas du Lapin.

Un type de segmentation inégale très caractéristique est celui que présentent la majorité des Gastéropodes et des Ptéropodes et probablement aussi quelques Lamellibranches. On le rencontre également chez quelques Turbellariés, la Bonellie, certaines Annélides, etc. Dans un grand nombre de cas il fournit un bon exemple du type où dans le cours de la segmentation le protoplasma s'accumule à un pôle de l'œuf ou de ses segments pour se séparer comme une sphère transparente.

Les quatre premiers segments formés par deux sillons verticaux à angles droits sont égaux, mais ils produisent par bourgeonnement quatre segments plus petits, qui dans les stades suivants se divisent rapidement en même temps que leur nombre augmente par l'addition continuelle de nouveaux segments bourgeonnés par les grosses sphères. Les quatre grosses sphères restent visibles presque jusqu'à la fin de la segmentation. Le processus du bourgeonnement par lequel les

(1) Van Beneden. Développement embryonnaire des Mammifères (*Bull. de l'Acad. de Belgique*. 1874).

petites sphères se séparent des grosses consiste dans la formation par la grosse sphère d'une proéminence qui s'en détache par constriction.

Dans les formes extrêmes de ce mode de segmentation inégale on trouve à la fin de la seconde division deux sphères plus grosses remplies de vitellus nutritif et deux plus petites, transparentes ; et dans les stades postérieurs bien que les grosses sphères continuent à produire par bourgeonnement des petites sphères, les deux premières petites sphères subissent seules une segmentation régulière et finissent par envelopper complètement les premières. Tel est le cas qui a été décrit chez l'Aplysie par Lankester (1).

Les types que j'ai décrits sont des exemples de segmentation inégale; l'œuf du Lapin est à une extrémité de la série, celui de l'Aplysie à l'autre extrémité ; l'œuf de la Grenouille est intermédiaire.

Les œufs à segmentation inégale présentent de grandes variations, quant à la présence de la cavité de segmentation. Dans quelques cas, comme chez la Grenouille, cette cavité est bien développée ; dans d'autres cas, elle est réduite, comme chez la plupart des Mollusques, et il n'est pas rare qu'elle fasse entièrement défaut.

Avant d'abandonner ce type important de segmentation, il est bon d'entrer dans un peu plus de détails sur quelque-unes des formes les plus typiques ou sur quelques formes spéciales qu'il présente.

Comme exemple du type de la segmentation des Mollusques, on peut choisir la segmentation normale des Hétéropodes décrite dans ses détails par Fol (2).

L'œuf se divise en deux, puis en quatre segments égaux suivant les plans verticaux ordinaires ; chaque segment a un pôle protoplasmique et un pôle vitellin ; le pôle protoplasmique est tourné vers les globules polaires. Dans la troisième division qui a lieu dans un plan équatorial, quatre petites cellules ou segments protoplasmiques se détachent ou plutôt bourgeonnent des quatre gros segments, de sorte qu'il y a quatre petits segments dans un plan et quatre gros segments au-dessous d'eux. Dans la quatrième division, les quatre gros segments seuls sont actifs et donnent naissance à quatre petites et à quatre grosses cellules de sorte qu'il y a en tout huit petites et quatre grosses cellules. Les quatre petites cellules de troisième génération se divisent ensuite, formant en tout douze petites cellules et quatre grosses ; puis les quatre petites cellules de quatrième génération se divisent, après quoi les quatre grosses cellules en produisent quatre nouvelles petites, de sorte qu'il y a vingt petites cellules et quatre grosses. Les petites cellules forment une calotte enveloppant le pôle supérieur des gros segments. Il est à remarquer que à partir du troisième stade, les petites cellules augmentent en progression arithmétique ; c'est là un trait caractéristique de la segmentation typique des Gastéropodes.

Dans les derniers stades de la segmentation, les grosses cellules cessent d'en produire de petites de la même manière qu'auparavant. L'une d'elles se

(1) Contribution to the developmental history of the Mollusca (*Phil. trans.* 1875).
(2) Fol. *Archives de Zoologie expérimentale*, IV. 1875.

divise d'abord en deux parties inégales dont la plus petite est repoussée en dedans vers le centre de l'œuf. La plus grosse se divise de nouveau en deux et les trois cellules ainsi formées occupent le centre d'une dépression peu accusée. Les autres grosses cellules se divisent de la même manière et donnent naissance à des cellules plus petites qui limitent une fossette qui se forme sur un côté de l'œuf. Les petites cellules originelles continuent pendant ce temps à se diviser et forment ainsi une couche revêtant les grosses cellules en laissant libre cependant l'orifice de la fossette limitée par leurs derniers produits.

Les œufs de l'Anodonte et de l'*Unio* sont d'excellents exemples du type dans lequel la structure de l'œuf est uniforme avant le commencement de la segmentation, mais où la portion protoplasmique se sépare de la portion nutritive pendant la durée de ce phénomène.

Chez l'Anodonte (1), l'œuf est d'abord uniformément granuleux, mais, après

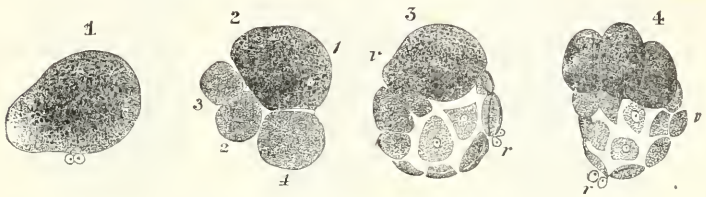


Fig. 42. — Segmentation de l'*Anodon piscinalis* (d'après Flemming) (*).

la fécondation, il émet d'un côté une protubérance presque dépourvue de granulations (fig. 42,) .

Dans cette protubérance claire et dans les protubérances semblables qui la suivent, le protoplasma n'est pas tout d'abord entièrement dépourvu de vitellus nutritif, mais le devient seulement lorsqu'il se sépare de la partie de l'œuf qui contient le vitellus. Il nous faut par conséquent supposer que la production des segments clairs est au moins en partie due a ce que des sphérules vitellines servent à former du protoplasma. Bobretsky et Fol ont prouvé avec évidence qu'une telle formation de protoplasma aux dépens de sphérules vitellines peut avoir lieu dans d'autres types.

La protubérance se sépare bientôt de la partie la plus volumineuse de l'œuf comme un petit segment formé de protoplasma clair. Un second petit segment clair se détache ensuite du gros segment rempli de vitellus nutritif et en même temps (fig. 42, 2) le premier petit segment se divise en deux. Ainsi se forment quatre segments, un gros et trois petits, le gros segment étant, comme auparavant, rempli de vitellus nutritif. La continuation de ce processus de bourgeonnement, d'une part, de segmentation, de l'autre, amène la formation d'un nombre considérable de petits segments et d'un gros (fig. 42, 3). Entre le gros et les petits segments existe une cavité de segmentation.

Enfin le gros segment vitellin, qui jusque-là a seulement produit par bour-

(1) Flemming, Entwickl. d. Najaden. *Sitz. d. Akad. Wiss. Wien*, IV. 1875.

(*) *r*, cellules polaires. — *v*, sphère vitelline. — 1, commencement de la division en deux segments, l'un formé surtout de protoplasma, l'autre de vitellus. — 2, stade avec quatre segments. — 3, Formation de la blastosphère et de la cavité de segmentation. — 4, segmentation définie de la sphère vitelline.

geonnement une série de petits segments dépourvus de vitellus, se divise lui-même en deux parties semblables. Ce phénomène se répète (fig. 42, 5) et il se forme enfin un certain nombre de segments vitellins remplis de sphères vitellines qui occupent la place du premier gros segment vitellin. Entre ces segments vitellins et les petits segments est située la cavité de segmentation.

La segmentation de l'œuf de l'*Euaxes* (1) ressemble à celle de l'*Unio* en ce que des segments clairs se détachent comme des bourgeons de ceux remplis de vitellus, mais présente plusieurs particularités intéressantes.

Une modification très particulière de la segmentation ordinaire des Gastéropodes est celle décrite par Bobretsky pour la *Nassa mutabilis* (2).

L'œuf renferme une grande quantité de vitellus nutritif, et le protoplasma

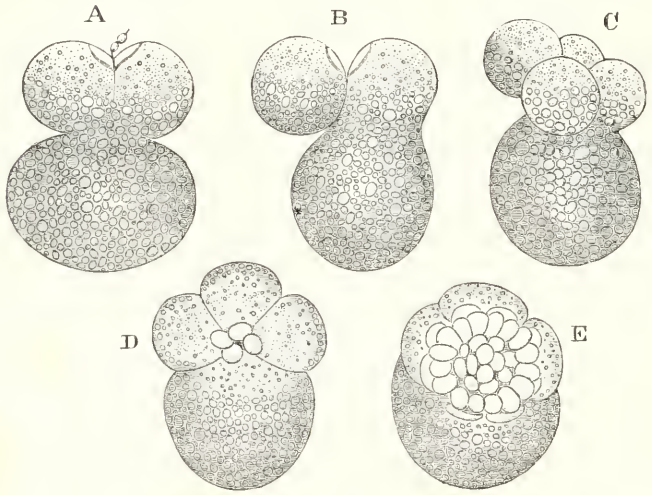


Fig. 43. — Segmentation de la *Nassa mutabilis* (d'après Bobretsky) (*).

est accumulé au pôle formatif près duquel sont placés les globules polaires. Un sillon équatorial et un sillon vertical (fig. 43 A), le premier voisin du pôle supérieur, apparaissent simultanément et divisent l'œuf en trois segments, deux petits présentant chacun un pôle protoplasmique et un gros entièrement formé de substance vitelline. Puis l'un des deux petits segments s'unit complètement avec le gros segment (fig 43 B) et après que la fusion est complète, le gros segment se divise en trois comme la première fois et en même temps le petit segment unique se divise en deux. Ainsi se forment

(1) Kowalevsky, Embryologische studien an Würmern und Arthropoden. *Mém. Acad. Pétersbourg*, série VII, t. XVI, 1871.

(2) Bobretsky, Studien über die embryonale Entwickelung der Gastropoden. *Archiv. f. mikr. Anatomie*, XIII. 1877.

(*) A, moitié inférieure divisée en deux segments. — B, l'un de ceux-ci s'est confondu avec le gros segment. — C, quatre petits segments et un gros, l'un des premiers, se confond avec le gros segment. — D, chacun des quatre segments a donné naissance à un petit segment. — E, les petits segments sont arrivés au nombre de trente-six.

quatre segments en partie protoplasmiques et un segment vitellin (fig. 43 C). L'un des petits segments s'unit de nouveau avec le gros segment de sorte que le nombre des segments est encore réduit à quatre, trois petits et un gros. Les extrémités protoplasmiques de ces segments sont tournées l'une vers l'autre et au point où elles se rencontrent il se détache quatre petites cellules une de chaque segment (fig. 43 D). Quatre petites cellules se détachent ainsi de nouveau deux fois de suite pendant que les premières restent inactives de sorte qu'il vient à y avoir douze petites cellules et quatre grosses. Dans les stades plus avancés, les quatre petites cellules, les premières formées, donnent naissance à des cellules plus petites encore, puis les dernières formées se comportent de même. Les grosses cellules continuent également à donner naissance à de petites cellules et enfin par un processus continu de division et par le bourgeonnement de nouvelles petites cellules qui se détachent des grosses, une calotte de petites cellules vient à recouvrir les quatre grosses cellules qui pendant ce temps se sont serrées l'une contre l'autre (fig. 43 E). Une cavité de segmentation, de dimensions assez notables, s'établit entre cette calotte de petites cellules et les grosses cellules.

Un grand nombre d'œufs, tels que ceux des Myriapodes (1), présentent une segmentation irrégulière, mais qu'il est difficile d'appeler inégale dans le sens où j'ai employé ce mot. Ces cas devraient peut-être plutôt être rangés dans la première catégorie que dans celle-ci.

Le type de la segmentation inégale est, somme toute, le plus largement répandu dans le règne animal ; il est difficile de citer un groupe qui n'en présente pas d'exemples.

Il se rencontre chez les Porifères, les Hydrozoaires, les Actinozoaires et les Cténophores. Chez les Cténophores ce mode de segmentation est absolument typique. Quatre segments égaux se forment d'abord dans les deux premiers stades. Au troisième stade un sillon circonférentiel sépare quatre petits segments des quatre gros.

Ce type est aussi largement répandu tant chez les Vers non annelés (Géphyriens, Turbellariés) que chez les Vers annelés et est typique chez les Rotifères. Il semble être très rare chez les Echinodermes (*Echinaster Sarsii*). Il n'est pas rare dans les premiers stades de la segmentation chez les Crustacés inférieurs.

Pour les Mollusques (les Céphalopodes exceptés) il est typique. Parmi les Tuniciers, il se rencontre dans plusieurs formes (*Salpa*, *Molgula*) et parmi les Craniotes il est typique chez les Cyclostomes, les Amphibiens et certains Ganoïdes comme l'*Acipenser*.

Segmentation partielle. — Le type de segmentation que nous avons maintenant à examiner est depuis longtemps désigné sous le nom de segmentation partielle. Dans ce type, une partie seulement de l'œuf appelée *disque germinatif* subit la segmentation, le reste formant d'ordinaire un appendice de l'embryon nommé *sac vitellin*. Les œufs appartenant aux deux groupes déjà traités sont souvent réunis sous le

(1) Metschnikoff, Embryologie der doppeltfüssigen Myriapoden (Chilognatha). *Zeitschr. f. wiss. Zoologie*, XXIV, 1874.

nom d'œufs *holoblastiques* par opposition aux œufs du groupe qui nous occupe dans lesquels la segmentation est seulement partielle et qui pour ce motif, sont dits *méroblastiques*. Cette classification est sous beaucoup de rapports très commode en embryologie, mais en réalité aucune ligne de démarcation bien nette ne sépare les œufs du groupe actuel de ceux qui appartiennent au groupe qui vient d'être décrit.

L'origine et la nature des œufs méroblastiques se comprendront facilement en prenant un œuf à segmentation inégale tel que celui de la Grenouille et considérant ce qui se produirait d'après les lois déjà énoncées, si la quantité de vitellus nutritif qui occupe le pôle vitellin s'accroissait dans des proportions considérables. La figure 44 représentant la segmentation de l'œuf de Poule montre bien ce qui se pro-

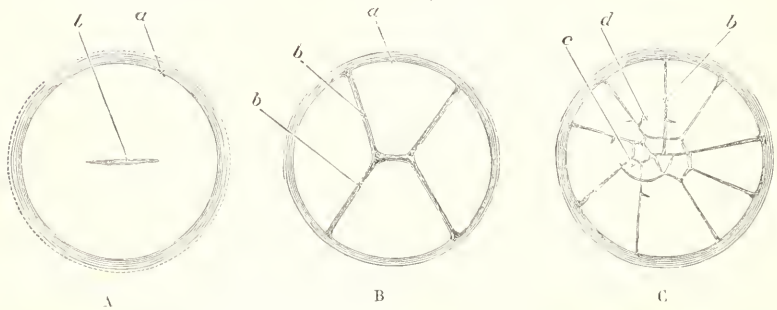


Fig. 44. — Vue de face des premiers stades de la segmentation de l'œuf de Poule (d'après Coste) (*).

duirait. Il apparaîtrait d'abord un sillon vertical au pôle formatif ou protoplasmique (fig. 44 A, *b*). Ce sillon s'avancerait peu à peu autour de l'œuf et commencerait à le diviser en deux moitiés ; mais avant de s'être étendu très loin, il atteindrait la partie vitelline de l'œuf ; où, suivant la loi exposée plus haut, il marcherait avec une grande lenteur et si la quantité du vitellus nutritif pouvait être considérée comme infinie relativement à celle du protoplasma, il cesserait complètement d'avancer. Un second sillon vertical se formerait bientôt croisant le premier à angles droits, et, comme lui, ne dépassant pas le bord du disque germinatif (fig. 44 B).

Le sillon suivant devrait être équatorial (en fait dans l'œuf de Poule, il ne se forme un sillon équatorial qu'après l'apparition de deux nouveaux sillons verticaux). Le sillon équatorial devrait cependant par analogie avec l'œuf de la Grenouille *se former non à l'équateur, mais très près du pôle formatif*. Il séparerait par conséquent comme segments distincts (fig. 44 C, *c*) une petite portion centrale (c'est-à-

(*) *a*, bord du disque germinatif. — *b*, sillon vertical. — *c*, petit segment central. — *d*, segment périphérique plus gros.

dire polaire) de chacun des segments incomplets formés par les sillons verticaux précédents. Par la continuation du même processus de segmentation, avec la même alternance de sillons verticaux et équatoriaux que chez la Grenouille, il se formerait évidemment une calotte ou un disque de petits segments au pôle protoplasmique de l'œuf, en dehors duquel existeraient un certain nombre de profondes gouttières rayonnantes formées par les sillons verticaux (fig. 45) que la grande proportion de sphères vitellines au pôle vitellin a empêchés de s'étendre autour de l'œuf.

De là, il résulte évidemment qu'une énorme accumulation de vitellus nutritif au pôle vitellin détermine nécessairement une segmentation partielle. Il en résulte également que la partie des œufs méroblastiques qui ne subit pas la segmentation n'est pas une nouvelle création absente dans les autres cas. On doit au contraire la regarder simplement comme une partie de l'œuf dans laquelle les sphérules vitellines ont pris un développement très grand comparativement au protoplasma, dans quelques cas même à l'exclusion complète du protoplasma.

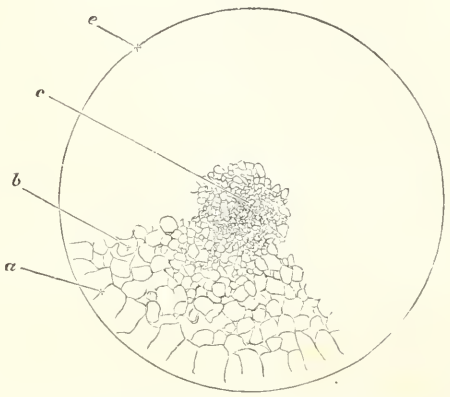


Fig. 45. — Vue de face du disque germinatif de l'œuf de Poule à un stade avancé de la segmentation (*).

Un œuf méroblastique ordinaire consiste donc en un petit disque, le disque germinatif situé au pôle formatif et constitué principalement par du protoplasma renfermant relativement peu de vitellus nutritif. Il se fond peu à peu avec le reste de l'œuf dont il est séparé par une ligne de démarcation plus ou moins nette. Le reste de l'œuf qui en forme presque toujours la plus grande partie consiste d'ordinaire en nombreuses sphérules vitellines plongées dans un stroma protoplasmique très peu abondant.

Dans quelques cas, comme dans les œufs des Elasmobranches (1), le protoplasma existe sous forme d'une trame délicate; dans d'autres et peut-être dans la majorité des cas, le protoplasma est trop peu abondant pour être mis en évidence, ou peut même faire complètement défaut. Chez certains Poissons

(1) Voy. Schultze, *Archiv. f. mikr. Anat.*, XI et F. M. Balfour, *Monograph on the development of Elasmobranch Fishes*.

(*) *c*. petites sphères de segmentation centrales. — *b*, segments plus gros en dehors des premiers. — *c*, gros segments marginaux incomplètement circonscrits. — *e*, bord du disque germinatif.

osseux, comme la Lote, le vitellus est formé par une substance albuminoïde transparente et homogène contenant un gros globule au pôle opposé au disque germinatif. Dans ce cas le disque germinatif est nettement séparé du vitellus. Chez d'autres Poissons osseux la délimitation entre les deux parties n'est pas aussi nette (1). Dans ces cas on trouve au-dessous du disque germinatif une substance finement granuleuse contenant une proportion considérable de protoplasma ; elle passe peu à peu à une substance très pauvre en protoplasma et riche en sphérules vitellines qui à son tour se continue avec une substance vitelline albuminoïde et homogène. Chez les Élasmobranches, immédiatement au-dessous du disque germinatif, vient une matière finement granuleuse riche en protoplasma qui se continue avec le vitellus normal.

L'œuf des Élasmobranches peut avantageusement servir de type pour les Vertébrés. Il est formé par un vitellus sphérique dépourvu de membrane d'enveloppe. Le disque germinatif se distingue à sa surface comme une petite tache jaune d'environ un millimètre et demi de diamètre. Dans le disque germinatif apparaît d'abord un sillon qui le divise en deux suivi par un second sillon à angles droits avec le premier. Ainsi après la formation du second sillon, le disque est divisé en quatre champs égaux. De nouveaux sillons continuent à se former et enfin un sillon circulaire équivalent au sillon équatorial de l'œuf de la Grenouille fait son apparition et sépare un certain nombre de segments centraux, des segments périphériques plus gros. Ensuite les petits segments se divisent d'abord plus rapidement que les gros, mais plus tard ces derniers se multiplient également avec rapidité et le disque germinatif finit par être formé d'une série de segments de dimensions à peu près uniformes. Tels sont les phénomènes que l'on peut observer en regardant par la surface l'œuf en segmentation, et il est à remarquer qu'il n'existe pas de différence notable entre la segmentation du disque germinatif de l'œuf de la Poule et de celui des Elasmobranches. En réalité la figure du premier (fig. 44) conviendrait parfaitement aux derniers. Lorsque cependant on examine le disque en segmentation par la méthode des coupes, il y a quelques différences entre les deux types et plusieurs traits intéressants qui méritent d'être notés dans la segmentation des Élasmobranches. Dans les premiers stades, les sillons visibles à la surface ne sont rien autre chose que des sillons et ne se rencontrent pas inférieurement de façon à isoler des segments distincts ; ils forment en réalité une esquisse superficielle. Ce n'est qu'après l'apparition du sillon équatorial que les segments commencent à s'isoler complètement. Dans les stades suivants, non seulement les segments déjà existants dans le disque germinatif se multiplient par division, mais de nouveaux segments se détachent continuellement du vitellus adjacent et s'ajoutent à ceux qui existent déjà dans le disque germinatif (fig. 46). Ce fait parmi beaucoup d'autres prouve que le disque germinatif n'est qu'une partie de l'œuf caractérisée par la présence de plus de protoplasma que dans les autres parties qui forment ce que l'on appelle le vitellus nutritif. Pendant les derniers stades de la segmentation, il apparaît dans le vitellus, autour du blastoderme, un

(1) Voy. Klein, Observation on the early development of the common Trout. *Quart. Journ. of microscopical science*, 1876. Bambeke, *Mém. cour. Acad. de Belgique*, XVI, 1875. His. Untersuchungen über die Entwicklung von Knochenfischen. *Zeitschr. für Anat. und Entwicklung.*, I. 1875.

certain nombre de noyaux (fig. 46, *nx'*). Ces noyaux sont en connexion avec une trame protoplasmique spéciale (déjà décrite) qui pénètre dans le vitellus nutritif. Vers la fin de la segmentation et pendant les premières périodes du

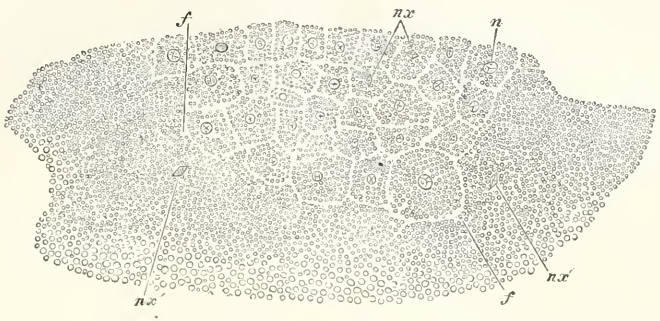
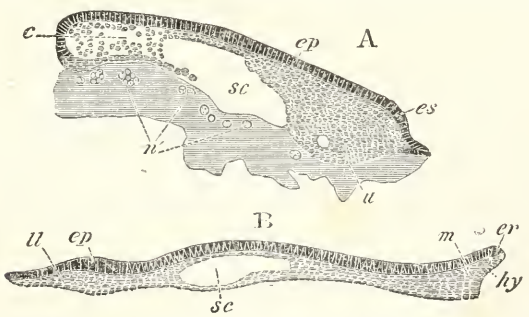


Fig. 46. — Coupe du disque germinatif d'un embryon de *Pristiurus* pendant la segmentation (*).

développement qui succèdent à la segmentation, ces noyaux deviennent très nombreux (fig. 47 A, *n'*). Autour d'un grand nombre d'entre eux s'établit un revêtement protoplasmique, ainsi se forment des cellules qui finissent par entrer dans le blastoderme.

Le résultat de la segmentation est la formation d'une masse lenticulaire de



ig. 47. — Coupes longitudinales du blastoderme d'un embryon de *Pristiurus* à deux stades antérieurs à la formation de la gouttière médullaire (**).

cellules occupant une dépression du vitellus. Dans cette masse apparaît une cavité homologue de la cavité de segmentation dont il a déjà été parlé. Elle est d'abord située au milieu des cellules du blastoderme, mais bientôt son plancher cellulaire disparaît et elle se trouve placée entre le vitellus et le blastoderme (fig. 47 A). La suite de son histoire sera exposée dans un autre chapitre.

(*) *n.* noyau. — *nx*, noyaux modifiés avant de se diviser. — *nx'*, noyaux modifiés du vitellus nutritif. — *f*, sillon apparaissant dans le vitellus adjacent au disque germinatif.

(**) *ep*, épiblaste. — *ll*, couche sous-jacente des cellules. — *m*, mésoblaste. — *hy*, hypoblaste. — *sc*, cavité de segmentation. — *es*, renflement embryonnaire. — *n'*, noyaux du vitellus. — *er*, bourrelet marginal de l'embryon.

La segmentation procède chez les Poissons osseux à peu près de la même manière que chez les Élasmobranches. Dans certains cas, le disque germinatif est petit relativement au vitellus; dans d'autres cas, il est presque aussi développé que le vitellus. Les seuls points qui méritent d'être notés d'une manière spéciale sont les suivants : 1° des noyaux exactement semblables à ceux du vitellus des Élasmobranches apparaissent dans la substance protoplasmique qui entoure le disque germinatif; 2° après que les œufs sont pondus, il existe dans quelques formes une trame de protoplasma s'étendant du disque germinatif au travers du vitellus (1). Au moment de la fécondation, cette trame se rétracte du vitellus. Elle est comparable à la trame protoplasmique de l'œuf des Élasmobranches.

Il y a deux types d'œufs méroblastiques. Dans l'un (Elasmobranches Oiseaux) le disque germinatif est formé dans l'œuf ovarien; dans l'autre type, le disque germinatif se forme après la fécondation par la concentration du protoplasma à l'un des pôles. Cette concentration est analogue à ce qui a déjà été décrit pour l'Anodonte et d'autres œufs de Mollusques (p. 89 et 90).

Les œufs de certains Téléostéens sont intermédiaires entre ces deux types.

L'œuf du Cloporte (*Oniscus murarius*) (2) peut être pris pour exemple du second type d'œufs méroblastiques. Dans cet œuf, le développement commence par l'apparition d'une petite masse claire avec de nombreuses vésicules transparentes. Cette masse est le protoplasma qui s'est séparé du vitellus. Elle subit la segmentation d'une manière parfaitement normale. D'autres exemples du même genre ont été décrits par Van Beneden et Bessels (3) chez l'*Anchorella*, et par Van Beneden chez (4) le *Hessia*. Leurs observations montrent que le protoplasma s'accumule d'abord dans l'intérieur de l'œuf, puis gagne la périphérie. Il arrive à la surface après s'être déjà divisé en deux ou un plus grand nombre de segments qui se divisent ensuite rapidement de la manière ordinaire pour former le blastoderme.

Il y a certaines raisons de penser que les cas de segmentation partielle chez les Arthropodes ne sont pas en réalité entièrement comparables à ceux qui se rencontrent dans les autres groupes, mais rentrent plus probablement dans le type de segmentation qui reste à décrire. Les raisons qui militent en faveur de cette opinion seront exposées en même temps que ce dernier type.

Dans la plupart des œufs méroblastiques, sinon dans tous, il apparaît pendant et après la segmentation, dans le vitellus, au voisinage du blas-

(1) Voyez Bambeke, *loc. cit.*

(2) Bobretsky, Zur Embryologie des Oniscus murarius, *Zeitschrift für wiss. Zoologie*, XXIV. 1874.

(3) *Loc. cit.*

(4) Van Beneden, Recherches sur l'embryogénie des Crustacés (*Bulletin de l'Acad. de Belgique*, XXIX, 1870).

toderme, un certain nombre de noyaux autour desquels des cellules se différencient (fig. 46 et 47). Ces cellules s'unissent à la partie du blastoderme formée par la segmentation normale du disque germinatif. Des noyaux de ce genre existent dans tous les œufs méroblastiques des Craniotes (1). Ils ont été découverts par Lankester chez les Céphalopodes et par Bobretsky chez l'*Oniscus*. Quelques auteurs supposent qu'ils dérivent des noyaux du blastoderme, d'autres qu'ils se forment spontanément dans le vitellus.

Parmi les premières observations qui ont été faites sur ces noyaux sont celles de Lankester (2) sur les Céphalopodes. Il a trouvé qu'ils apparaissent d'abord en série annulaire autour du bord du blastoderme et postérieurement sur tout le vitellus en une couche située un peu au-dessous de la surface. Il a observé leur développement sur l'œuf vivant et constaté qu'ils « apparaissent comme des points très petits augmentant peu à peu de dimensions comme les autres noyaux à formation libre. » Un champ cellulaire se forme plus tard autour d'eux.

Ed. Van Beneden (3) a observé dans un œuf de Téléostéen qu'un nombre considérable de ces noyaux apparaissent presque simultanément dans la couche de matière granuleuse située au-dessous du blastoderme. Il conclut de cette simultanéité d'apparition que le développement de ces noyaux est autogène. Kupffer était déjà arrivé à une époque antérieure à une conclusion semblable. Mes propres observations sur ces noyaux chez les Élasmobranches confirment en général les conclusions qui ressortent des observations de Lankester, de Kupffer et de Van Beneden. Comme il a été dit plus haut, les noyaux chez les Élasmobranches n'apparaissent pas simultanément, mais augmentent en nombre à mesure que le développement avance ; il est possible que Van Beneden se soit trompé sur ce point. Je n'ai observé aucune preuve de dérivation des noyaux préexistants dans le blastoderme ; mes observations prouvent cependant que les noyaux se multiplient par division. Cela ressort du fait que je les ai rencontrés avec la modification en fuseau (fig. 46, *nx'*) et que dans la plupart des cas ils se montrent sous la forme de vésicules agrégées (4) qui est un caractère des noyaux qui viennent de se diviser. Il est à remarquer cependant que je n'ai pas réussi à voir la modification en fuseau dans les stades avancés. A ces observations il faut opposer celles de Bobretsky selon lequel les noyaux chez l'*Oniscus* sont en réalité des noyaux de cellules qui ont émigré du blastoderme. Les observations de Bobretsky ne me paraissent cependant pas très conclusives.

Il faut donc admettre que la généralité des faits que nous possédons semble indiquer que les noyaux du vitellus des œufs méroblastiques

(1) Bien que moins évidents dans l'œuf de la Poule que dans celui de quelques autres types, on peut cependant y démontrer leur existence sans très grande difficulté.

(2) Observations on the development of the Cephalopoda (*Quart. Journ. of micr. science*, XV, p. 39, 40).

(3) Contribution to the history of the embryonic development of the Teleosteans (*Quart. Journ. of micr. science*, XVIII, p. 41,.

(4) Lorsque mes observations sur les Elasmobranches ont été faites, cet état particulier n'avait pas été expliqué.

apparaissent *spontanément*. Il y a cependant une difficulté à accepter cette conclusion à cause du fait que tous les autres noyaux de l'embryon sont des descendants du premier noyau de segmentation ; et pour ce motif, il me paraît encore possible que les noyaux du vitellus se montrent provenir de la division continue d'un noyau primitif dérivé lui-même du noyau de segmentation.

L'existence de ces noyaux dans le vitellus et la formation d'un corps cellulaire distinct autour d'eux est une forte présomption en faveur de l'opinion soutenue plus haut (et qui n'est pas universellement acceptée) que la partie des œufs méroblastiques qui ne se segmente pas est de même nature que celle qui se segmente et en diffère seulement en ce qu'elle est relativement dépourvue de protoplasma actif.

Les formes suivantes ont des œufs méroblastiques du premier type ; les Céphalopodes, le Pyrosome, les Élasmobranches, les Téléostéens, les Reptiles, les Oiseaux, les Ornithodelphes (?). Le second type de segmentation partielle s'observe chez beaucoup de Crustacés (Copépodes parasites, Isopodes, *Mysis*, etc.). Il est aussi décrit comme existant chez le Scorpion.

Les œufs de la plupart des groupes du règne animal se segmentent suivant l'un des types qui viennent d'être décrits. Ces types ne sont pas nettement séparés, mais forment une série ininterrompue commençant à l'œuf à segmentation uniforme pour finir à l'œuf méroblastique.

Il est commode de distinguer les œufs à segmentation uniforme par un nom spécial, et je propose de leur appliquer celui d'*alécithes* (1), impliquant qu'ils sont sans vitellus nutritif ou que la petite quantité de vitellus nutritif qu'ils renferment est uniformément distribuée.

Je propose d'appeler *télolécithes* les œufs dans lesquels le vitellus est spécialement concentré à l'un des pôles. Ils forment un groupe dans lequel la segmentation est inégale ou partielle.

Les œufs télolécithes peuvent être définis de la manière suivante : œufs dans lesquels le vitellus nutritif n'est pas uniformément distribué, mais concentré à l'un des pôles. Lorsque le vitellus nutritif est en quantité médiocre au pôle où il est concentré, ce pôle se segmente seulement avec plus de lenteur que le pôle opposé ; mais lorsque le vitellus nutritif est en très grande quantité, la partie de l'œuf où il est localisé ne peut pas se segmenter et forme un appendice spécial appelé sac vitellin.

Il existe un troisième groupe d'œufs renfermant une série de types de segmentation presque parallèles au groupe télolécithe. Ce groupe a son point de départ dans l'œuf alécithe comme les œufs télolécithes et, de même que ceux-ci, renferme une série de variétés parallèles aux

(1) Je dois ce terme aussi bien que les termes télolécithe et centrolécithe à M. Lankester.

types régulier et inégal de segmentation qui résultent directement de la présence d'une quantité plus ou moins grande de vitellus nutritif. Mais le vitellus nutritif est situé *au centre de l'œuf* et non à un pôle. Je propose d'appliquer à ce groupe d'œufs le nom de *centrolécithes*. Il est spécialement caractéristique des Arthropodes sinon entièrement limité à ce groupe.

Œufs centrolécithes. — Comme on pouvait le prévoir par analogie avec les types de segmentation déjà décrits, la concentration du vitellus nutritif au centre de l'œuf n'a pas toujours lieu avant la segmentation, mais est quelquefois retardée même jusqu'aux stades avancés de ce phénomène.

Des exemples de segmentation régulière dans des œufs centrolécithes ont été décrits chez le Palémon par Bobretsky et chez le *Penœus*

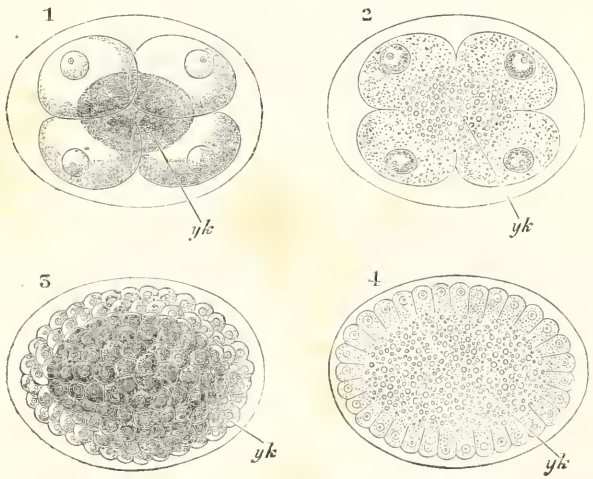


Fig. 48. — Segmentation de l'œuf d'un Crustacé (*Penœus* (d'après Hæckel). Les coupes montrent le caractère du type de segmentation dans lequel le vitellus est accumulé au centre de l'œuf (*).

par Hæckel. Un type de segmentation inégale comparable à celui de la Grenouille se rencontre chez le *Gammarus locusta* (van Beneden et Bessels) où cependant la formation de la masse vitelline centrale ne semble avoir lieu qu'assez tard dans la segmentation. La segmentation inégale s'effectue d'une manière plus irrégulière chez d'autres Crustacés comme diverses espèces du genre *Chondracanthus* (van Beneden et Bessels) et chez les Myriapodes. Dans tous ces cas, la segmentation finit par la formation d'une couche de cellules entourant une masse centrale de vitellus nutritif.

(*) *k*, masse vitelline centrale. — 1 et 2, vue de face et coupe du stade dans lequel l'œuf est divisé en quatre segments. En 2 on voit que les sillons visibles à la surface ne s'étendent pas jusqu'au centre de l'œuf. — 3 et 4, vue de face et coupe d'un œuf près de la fin de la segmentation. La masse vitelline centrale est très visible en 4.

Le caractère propre des œufs centrolécithes à segmentation régulière ou irrégulière est que, à cause de la présence du vitellus dans l'intérieur de l'œuf, les sillons qui apparaissent à la surface ne se continuent pas jusqu'au centre de l'œuf. Les sphères qui sont ainsi distinctes à l'extérieur sont en réalité unies à l'intérieur. La figure 48 empruntée à Hæckel montre cette particularité d'une manière diagrammatique.

Un grand nombre d'œufs qui dans les stades avancés de la segmentation montrent les caractères des véritables œufs centrolécithes passent en réalité dans les premiers stades presque par les mêmes phases

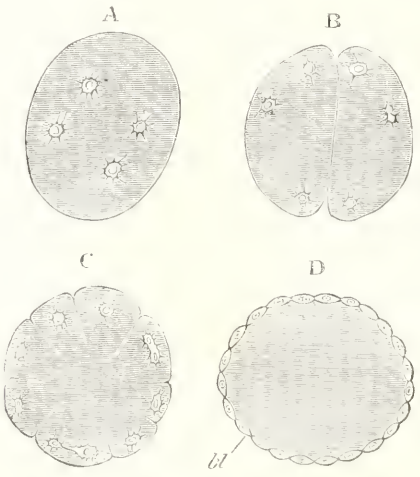


Fig. 49. — Coupes transversales de l'œuf d'*Eupagurus Prideauxii* à quatre stades de la segmentation (d'après P. Mayer) (*).

que les œufs holoblastiques. Ainsi chez l'*Eupagurus Prideauxii* (1) (fig. 49) et probablement dans la majorité des Décapodes, l'œuf se divise successivement en deux, quatre et huit segments distincts, et ce n'est qu'après la quatrième phase de la segmentation que les sphères se confondent au centre de l'œuf. Ces œufs appartiennent à un type qui est en réalité intermédiaire entre le type ordinaire de segmentation et celui où il existe une masse vitelline centrale.

L'*Eupagurus* présente une particularité frappante ; le noyau se divise en deux, quatre et huit noyaux entourés chacun d'une couche mince de protoplasma prolongée en un réseau avant que l'œuf commence lui-même à se segmenter. L'œuf avant la segmentation est par conséquent à l'état de syncytium.

(1) Mayer, Zur Entwicklungsgeschichte der Dekapoden (*Jenaische Zeitschrift*, XI).

(*) *bl*, Blastoderme.

La segmentation de l'*Asellus aquaticus* (1) est très semblable à celle de l'*Eupagurus*, etc., mais l'œuf se divise dès l'abord en autant de segments (huit) qu'il y a de noyaux.

Chez le *Gammarus locusta* la ressemblance avec la segmentation inégale ordinaire est très frappante et ce n'est qu'après qu'un nombre considérable de segments sont formés qu'il apparaît une masse vitelline centrale.

Dans tous ces types, à mesure que la segmentation avance, le protoplasma se concentre de plus en plus à la périphérie et enfin une couche blastodermique superficielle de cellules plates se sépare complètement du vitellus qu'elle entoure (fig. 49 D, *bl*).

Dans les cas tels que ceux de l'*Eupagurus*, du *Penæus*, etc., le vitellus central est d'abord presque homogène, mais plus tard il se divise en général partiellement ou complètement en un certain nombre de

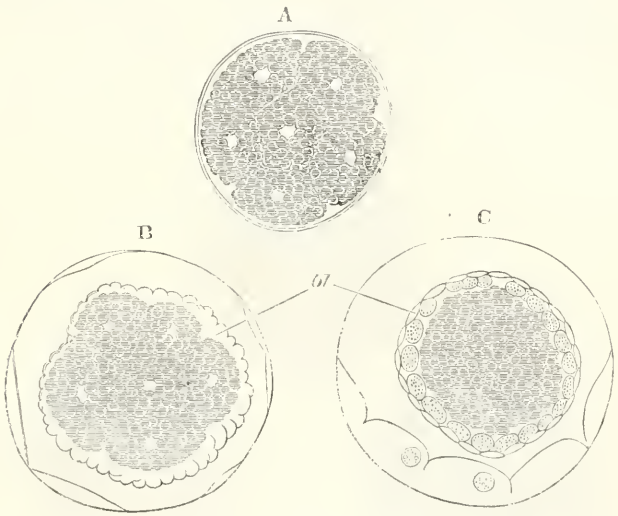


Fig. 50. — Segmentation et formation du blastoderme du *Chelifer* (d'après Metschnikoff) (*).

sphères distinctes qui peuvent posséder des noyaux et par conséquent être de véritables cellules. Dans un grand nombre de cas cependant, la présence des noyaux n'a pas été démontrée dans ces sphères vitellines bien qu'ils existent probablement : encore, tant qu'on n'a pas démontré leur existence, il doit rester quelque doute sur la nature de ces sphères vitellines. Il est probable que tous les noyaux qui résultent de

(1) Van Beneden, Recherches sur l'embryogénie des Crustacés (*Bull. de l'Acad. roy. de Belgique*, 2e série, XXVIII. 1869, p. 54).

(*) En A, l'œuf est divisé en segments distincts. En B, sont apparues de petites cellules qui forment un blastoderme enveloppant les grosses sphères vitellines. En C, le blastoderme s'est divisé en deux couches.

la division du premier noyau de segmentation ne prennent pas part à la formation du blastoderme superficiel, mais que quelques-uns restent dans l'intérieur de l'œuf pour devenir les noyaux des sphères vitellines.

Chez les Myriapodes (Chilognathes) une forme particulière de segmentation a été observée par Metschnikoff (1). L'œuf commence par subir une segmentation totale parfaitement normale quoique un peu irrégulière. Mais lorsque le processus de la division est arrivé à un certain point, des masses éparses de très petites cellules font leur apparition à la surface des grosses sphères. Ces petites cellules ont probablement pris naissance d'une manière analogue à celle qui caractérise la formation des cellules superficielles du blastoderme dans les types d'œufs centrolécithes déjà décrits. Elles augmentent rapidement en nombre et finissent par former un blastoderme continu tandis que les gros segments primitifs restent au centre comme une masse vitelline. Dans les intéressantes Arachnides du genre *Chelifer*, la segmentation a lieu à peu près de la même manière que chez les Myriapodes (fig. 50).

Il est évident qu'il ne peut pas exister dans les œufs centrolécithes

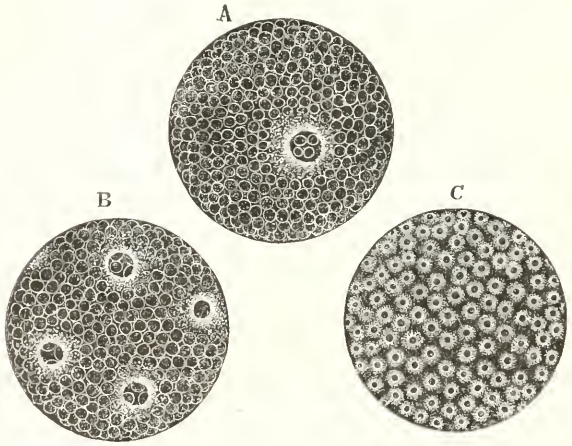


Fig. 51. — Quatre stades successifs de la segmentation de l'œuf du *Tetranychus telarius* (d'après Claparède).

un type de segmentation exactement comparable à celui des œufs méroblastiques. Il y a cependant dans ce groupe quelques types qui tiennent la place des œufs méroblastiques : *en tant qu'ils sont caractérisés par la présence d'une grosse masse de vitellus nutritif qui ne se segmente pas, ou ne se segmente qu'à une période très tardive du développement*. Le caractère essentiel de ce type de segmentation consiste dans la division

(1) Embryologie der doppeltfüssigen Myriapoden (Chilognatha) (*Zeitschrift für wiss. Zoologie*, XXIV. 1874).

de la vésicule germinative dans l'intérieur ou à la surface de l'œuf en deux, quatre, etc., noyaux (fig. 51). Chacun de ces noyaux est entouré par une couche spéciale de protoplasma (fig. 51) qui est en continuité avec un réseau protoplasmique général (non visible dans la fig. 51) qui pénètre l'œuf tout entier. Le vitellus est contenu dans les mailles du réseau de la manière déjà décrite pour d'autres œufs.

L'œuf, comme celui de l'*Eupagurus* avant la segmentation, est maintenant un syncytium. Enfin les noyaux qui se sont multipliés par division et sont devenus très nombreux se portent vers la surface de l'œuf, s'ils n'y étaient déjà situés. Ils se détachent alors simultanément ou successivement du vitellus avec le protoplasma qui les entoure et donnent naissance à un blastoderme périphérique entourant une masse vitelline centrale. Un certain nombre de noyaux restent cependant d'ordinaire dans le vitellus qui se segmente très souvent d'une manière secondaire en sphères vitellines.

Les œufs des Insectes présentent de nombreux exemples de ce mode de segmentation dont l'œuf du *Porthesia* (1) peut être pris pour type. Après la fécondation il consiste en une masse centrale de vitellus qui passe sans ligne nette de démarcation à une couche périphérique de substance plus transparente (protoplasmique). Dans le premier stade observé par Bobretsky, il y avait, dans l'intérieur de l'œuf, deux corps consistant chacun en un noyau entouré par une mince couche de protoplasma avec des prolongements étoilés. Ce stade correspond à la division en deux, mais, bien que le noyau se divise, la prépondérance du vitellus empêche l'œuf de se segmenter en même temps. Par une division continue des noyaux, il se forme une série de corps épars dans l'intérieur de l'œuf et formés chacun d'un noyau et d'une mince couche de protoplasma avec des prolongements réticulés. Après un certain stade quelques-uns de ces corps se portent à la surface de l'œuf, simultanément chez le *Porthesia* ou successivement dans quelques cas. A la surface, le protoplasma qui entoure chaque noyau se contracte en un corps cellulaire arrondi distinctement séparé du vitellus adjacent.

Les cellules ainsi formées constituent un blastoderme superficiel d'une seule couche de cellules. Beaucoup des corps nucléés restent dans le vitellus, et après un certain temps qui varie dans les différentes formes, le vitellus se segmente en un certain nombre de corps polygonaux ou arrondis dans l'intérieur de chacun desquels est l'un de ces noyaux avec son protoplasma. Ce phénomène, désigné sous le nom de segmentation secondaire du vitellus, est en réalité une partie de la véritable segmentation et les corps auxquels il donne naissance sont de véritables cellules.

(1) Bobretzky, Ueber die Bildung des Blastoderms der Keimblätter bei den Insecten (*Zeit. f. wiss. Zool.*, XXXI, 1878.

On peut citer d'autres exemples de ce type. Chez le Puceron, Metschnikoff (1) a montré que le premier noyau de segmentation se divise en deux noyaux qui viennent l'un et l'autre se placer dans la couche protoplasmique périphérique plus claire (fig. 52, 1 et 2). De nouvelles divisions se succèdent et les noyaux enveloppés dans une couche continue de protoplasma se disposent d'une manière régulière et forment un syncytium qui se segmente enfin en cellules définies (fig. 52, 3 et 4). L'existence d'une couche spéciale de protoplasma plus clair a été mise en doute par Brandt.

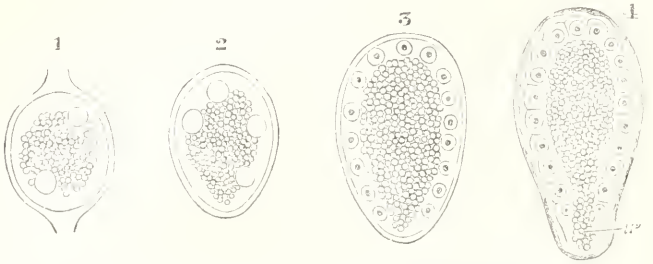


Fig. 52. — Segmentation de l'*Aphis rosæ* (d'après Metschnikoff).

Dans tous les stades, il existe une masse vitelline centrale entourée d'une couche de protoplasma. Dans ce protoplasma, deux noyaux sont apparus en 1, quatre noyaux en 2. En 3, les noyaux ont pris une disposition régulière, et en 4, le protoplasma s'est divisé en un nombre de cellules columnaires correspondant à celui des noyaux.

w, pôle du blastoderme qui ne prend pas part à la formation de l'embryon.

Chez le *Tetranychus telarius*, espèce d'Acarien, Claparède a trouvé à la surface de l'œuf un noyau entouré de protoplasma granuleux (fig. 51) qui est sans doute le premier noyau de segmentation. Par une série de divisions toutes superficielles une couche de cellules se forme autour d'une masse vitelline centrale. Le résultat est le même ici que chez les Insectes, mais le noyau avec son protoplasma granuleux est superficiel dès l'origine. Dans d'autres cas tels que celui de la Mouche commune (2) une couche de protoplasma est décrite comme se constituant autour du vitellus, dans celle-ci apparaissent simultanément (?) à intervalles irréguliers un certain nombre de noyaux autour de chacun desquels le protoplasma se sépare pour former une cellule distincte. Le type observé par Kowalewsky chez l'Abeille est très voisin. Le développement commence ici par l'apparition d'un certain nombre de proéminences protoplasmiques formant chacune une cellule pourvue d'un noyau; les noyaux ont sans aucun doute été formés par division préalable dans l'intérieur de l'œuf. ils apparaissent au bord du vitellus et sont séparés les uns des autres par de faibles intervalles. Peu après leur apparition une seconde série de corps semblables apparaît remplissant les espaces qui séparent les proéminences les premières formées. Chez le *Gammarus fluviatilis* de nos eaux douces, le protoplasma est décrit comme se réunissant d'abord au centre de l'œuf où sans

(1) Metschnikoff. Embry. Stud. Insecten (*Zeit. f. wiss. Zool.*, XVI. 1869). Mes propres observations sur cette forme concordent sur les points essentiels avec celles de Metschnikoff.

(2) Voyez Weissmann. Entwicklung. d. Dipteren (*Zeitsch. f. wiss. Zool.* XII, 1863 et XIV, 1864) et Auerbach. *Organologische Studien.*

aucun doute le noyau de segmentation se divise. Puis des cellules apparaissent sur de nombreux points de la surface et par des divisions répétées constituent un blastoderme uniforme entourant la masse vitelline centrale. Ce mode de formation du blastoderme se rattache de très près à celui décrit par Kowalevsky chez l'Abeille.

Entre la segmentation des œufs des Insectes et celle du *Penæus* il y a plus d'une forme intermédiaire. Le type de l'*Eupagurus* où le premier noyau se divise en huit noyaux avant que l'œuf ne se segmente doit être considéré comme dans ce cas ; mais l'exemple le plus instructif de ce type de transition est celui présenté par les Araignées (1).

Le premier phénomène qui s'observe après la fécondation est l'agglomération des sphères vitellines en colonnes cylindriques qui finissent par prendre une disposition régulière et diverger en rayonnant autour du centre de l'œuf. Au centre de la figure radiée est une masse protoplasmique, contenant probablement un noyau, qui envoie des filaments

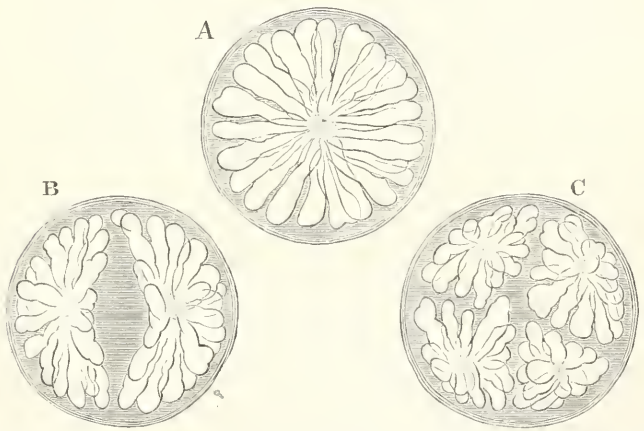


Fig. 53. — Trois stades de la segmentation du *Philodromus limbatus* (d'après Hub. Ludwig).

protoplasmiques au travers des colonnes vitellines (fig. 53, A). Après une période de repos la figure se divise en deux masses en forme de rosettes qui restent unies pendant quelque temps par un filament protoplasmique ; ce filament finit par se rompre (fig. 53, B). La figure radiée seule qui est entourée d'une substance finement granuleuse et non l'œuf tout entier se divise en deux segments. Puis les deux rosettes se divisent simultanément donnant quatre rosettes (fig. 53, C) ; le même processus se répète avec le même rhythme comme dans une segmentation régulière jusqu'à ce qu'il y ait en tout trente-deux rosettes

(1) Voyez Ludwig. Ueber die Bildung des Blastoderms bei den Spinnen (*Zeit. f. wiss. Zool.* XXVI, 1876).

(fig. 54, A). Les rosettes à ce moment deviennent de simples colonnes qui, par pression réciproque, se disposent radiairement autour du centre de l'œuf, qu'elles n'atteignent cependant pas complètement.

Lorsqu'il existe seulement deux rosettes, le protoplasma avec son noyau occupe une position centrale dans chaque rosette, mais peu à peu, dans le cours des subdivisions subséquentes, il se porte vers la périphérie et enfin, au stade où il existe trente-deux rosettes, il occupe une position superficielle. Le protoplasma périphérique se sépare alors pour former une couche nucléée (fig. 54, B). Il constitue à proprement parler déjà le blastoderme, les noyaux s'y multiplient rapidement et enfin autour de chacun d'eux se délimite une aire hexagonale ou polygonale de protoplasma, ainsi se constitue un blastoderme d'une seule couche de cellules aplaties. Les colonnes situées à l'intérieur du blastoderme (fig. 54, B) forment maintenant des masses plus ou moins distinctes qui, selon Ludwig, sont dépourvues de protoplasma.

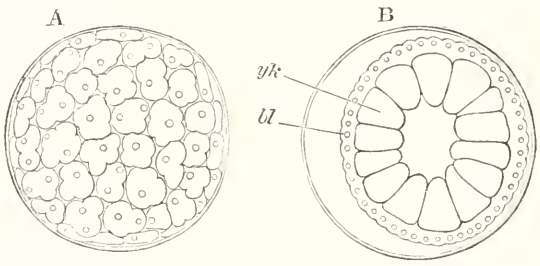


Fig. 54. — Vue de face et coupe optique d'un stade avancé de la segmentation du *Philodromus limbatus*, Koch. (d'après Hub. Ludwig) (*).

D'après mes propres observations, je suis porté à différer de Ludwig sur la nature des parties situées à l'intérieur du blastoderme. Mes observations ont porté sur l'*Agelena labyrinthica* et commencent à la fin de la segmentation. A ce moment je trouve une couche superficielle de cellules aplaties entourant un grand nombre de grosses cellules vitellines polyédriques. Dans beaucoup et, je pense, dans toutes les cellules vitellines, il existe un noyau entouré de protoplasma. Il est généralement situé sur un côté et non au centre de la cellule vitelline et les noyaux sont si souvent doubles que je ne doute pas qu'ils ne soient en état de division rapide. Il me paraît probable que, au moment où la couche superficielle du protoplasma se sépare du vitellus, les noyaux se divisent et qu'un noyau entouré de protoplasma reste dans chaque colonne vitelline. Pour plus de détails voy. le chapitre consacré aux Arachnides.

Quoiqu'à la fin de la segmentation le protoplasma ait pris une position superficielle, il faut noter que d'abord il forme une petite masse au centre de l'œuf et ne prend que tardivement une situation périphé-

(*) *bl*, blastoderme. — *yk*, sphères vitellines.

rique. Il est en outre évident que dans l'œuf de l'Araignée il y a, pour ainsi dire, une tendance à une segmentation complète d'où résulte cependant seulement la disposition des parties constituantes de l'œuf en masses réunies autour de chaque noyau et non une véritable division de l'œuf en segments distincts.

Il semble très probable que les observations de Ludwig sur la segmentation des œufs des Araignées ne s'appliquent qu'aux espèces dont les œufs sont comparativement petits.

A propos de la segmentation de l'œuf des Insectes et des types alliés, je dois faire remarquer que Bobretsky, aux observations duquel nous devons la plus grande partie de nos connaissances à ce sujet, professe des vues un peu différentes de celles adoptées ici. Pour lui, les noyaux entourés de protoplasma qui sont produits par la division du noyau de segmentation primitif sont autant de cellules distinctes. Ces cellules sont supposées se mouvoir librement dans le vitellus qui joue le rôle d'une sorte de milieu intercellulaire. Cette opinion ne me paraît pas acceptable. Elle est en opposition avec mes propres observations sur les noyaux semblables des Araignées. Elle ne s'accorde pas avec ce que nous connaissons de la nature de l'œuf et il est impossible de la concilier avec ce qui se passe dans la segmentation de types tels que les Araignées ou même l'*Eupagurus* auxquels la segmentation des Insectes est pourtant sans aucun doute étroitement rattachée.

La plupart des cas, sinon tous les cas dans lesquels il se forme une masse vitelline centrale, se rencontrent chez les Arthropodes ; les œufs centrolécithes sont certainement en majorité dans ce groupe. Chez l'*Alcyonium palmatum*, cependant, la segmentation paraît ressembler à celle d'un grand nombre d'Insectes.

Une ou deux variétés particulières dans la segmentation des œufs du type qui nous occupe peuvent trouver leur place ici. Celle que je mentionnerai la première est exposée en détail dans l'important mémoire d'Ed. van Beneden et Bessels que j'ai déjà eu si souvent l'occasion de citer : elle est caractéristique des œufs de la plupart des espèces de *Chondracanthus*, genre de Crustacés parasites. L'œuf se divise de la manière habituelle, mais un peu irrégulièrement en deux, quatre, huit segments qui se continuent avec une masse vitelline centrale, mais après la troisième division, au lieu que chaque segment se divise en deux parties égales, il se divise *tout d'un coup* en quatre et ensuite la division en quatre reparaît à chaque division successive. Ainsi le nombre des segments aux périodes successives est de 2, 4, 8, 32, 128, etc. Dans un autre cas particulier dont un exemple (1) est fourni par l'*Asellus aquaticus*, après chacune des premières divisions, tous les segments se fusionnent et deviennent indistincts, mais à la division suivante il apparaît un nombre double de segments.

Quoique, comme il a déjà été établi, il ne semble pas possible d'avoir une véritable segmentation méroblastique dans les œufs centrolécithes, il paraît néanmoins probable que les cas apparents de segmentation méroblastique, chez les Arthropodes, dérivent de ce type de segmentation. La manière dont

(1) Ed. van Beneden. Recherches sur l'embryogénie des Crustacés (*Bull. Acad. de Belgique*, XXVIII. 1869).

un type peut passer à l'autre peut s'expliquer peut-être par la segmentation de l'*Asellus aquaticus*. Dans cet œuf, il se forme d'abord de gros segments autour d'une masse vitelline centrale, de la manière particulière qui a été mentionnée dans le paragraphe précédent, mais à la fin de la première période de segmentation, les cellules vitellines produisent de petites cellules qui finissent par former un blastoderme superficiel. Ces cellules n'apparaissent pas cependant tout d'un coup sur toute la périphérie de l'œuf, mais d'abord seulement sur la surface ventrale et plus tard sur la surface dorsale. Si la quantité de vitellus nutritif renfermée dans l'œuf s'accroissait de manière à rendre la formation des cellules vitellines impossible, et si en même temps, la formation des cellules blastodermiques avait lieu au commencement et non vers la fin de la segmentation, une masse de protoplasma avec un noyau pourrait apparaître d'abord à la surface vers le futur côté ventral de l'œuf, puis se diviser de la manière habituelle pour les œufs méroblastiques et donner naissance à une couche de cellules s'étendant graduellement autour de la surface dorsale. Une segmentation méroblastique pourrait peut-être dériver plus facilement encore du type qui se rencontre chez les Insectes. Il est probable que les cas du Scorpion, du *Mysis*, de l'*Oniscus*, des Isopodes parasites et de quelques Copépodes parasites appartiennent à cette catégorie; et on peut remarquer que dans ces cas le blastopore serait situé du côté dorsal et non du côté ventral de l'œuf. L'importance morphologique de ce dernier fait apparaîtra dans la suite.

Les conclusions de ce chapitre peuvent se résumer brièvement de la manière suivante :

1° Un nombre comparativement faible d'œufs ne renferment que très peu ou pas de vitellus nutritif dans leur protoplasma, et ce qui en existe est distribué d'une manière uniforme. Dans les œufs de ce type, la segmentation est régulière : on peut les décrire sous le nom d'œufs alécithes.

2° La distribution du vitellus nutritif dans le protoplasma de l'œuf exerce une influence importante sur la segmentation.

La rapidité avec laquelle une partie quelconque d'un œuf se segmente varie, toutes choses égales d'ailleurs, avec la quantité relative de protoplasma qu'elle contient, et la dimension des segments varie en raison inverse de la quantité relative de protoplasma. Lorsque la proportion du protoplama dans une partie de l'œuf est extrêmement faible, cette partie ne se segmente pas.

Les œufs pourvus de vitellus nutritif peuvent se diviser en deux grands groupes suivant la disposition définitive du vitellus nutritif par rapport au protoplasma. Dans l'un, le vitellus nutritif, lorsqu'il existe, est concentré au pôle végétatif de l'œuf. Dans l'autre groupe, il est concentré au centre de l'œuf. Les œufs appartenant au premier groupe sont appelés œufs télolécithes; ceux du second, centrolécithes.

Dans chaque groupe, on peut distinguer plus d'un type de segmentation. Dans le premier, les types de segmentation sont au nombre de

deux, la segmentation inégale et la segmentation partielle. Les caractères de ces trois types ont été trop complètement exposés pour que j'aie à les répéter ici.

Dans le second groupe, il existe trois types distincts : 1° la segmentation égale, 2° la segmentation inégale ; ces deux types étant extérieurement semblables aux types de même nom du premier groupe ; et 3° la segmentation superficielle ; ce dernier type n'a pas d'analogue dans le premier groupe et est caractérisé par l'apparition d'une couche superficielle de cellules autour d'une masse vitelline centrale. Ces cellules peuvent apparaître soit simultanément, soit successivement; leurs noyaux dérivent de la division dans l'intérieur de l'œuf du premier noyau de segmentation.

Le tableau suivant montre les rapports des différents types de segmentation avec les diverses formes d'œufs.

Œufs.	*Segmentation.*
Alécithes.	régulière.
Télolécithes.	(*a*) inégale.
	(*b*) partielle.
Centrolécithes.	(*a*) régulière (avec les segments unis en une masse vitelline centrale).
	(*b*) inégale.
	(*c*) superficielle.

Bien que les divers types de segmentation qui ont été décrits présentent des aspects très différents, ils doivent néanmoins être regardés comme des manifestations de la même tendance héréditaire à la division, qui diffèrent seulement suivant les conditions dans lesquelles cette tendance se manifeste.

Il faut probablement considérer cette tendance comme la répétition embryologique de la phase de l'évolution des Métazoaires qui a fait transition entre la condition de Protozoaire et la condition de Métazoaire.

Des faits rapportés dans ce chapitre le lecteur peut conclure que la similitude ou la dissemblance dans la segmentation n'est pas un indice sûr des affinités. Dans un grand nombre de cas, il est vrai, un type spécial de segmentation peut caractériser un groupe entier, mais dans d'autres cas des animaux très voisins présentent les plus grandes différences sous le rapport de la segmentation, comme, par exemple, les différentes espèces du genre *Gammarus*. Le caractère de la segmentation a une grande influence sur les premiers phénomènes du développement, bien que naturellement il n'en ait aucune sur la forme adulte.

(105) E. Heckel. Die Gastrula u. Eifurchung (*Jenaische Zeitschrift*, IX. 1877).

(106) Fr. Leydig. Die Dotterfurchung nach ihrem Vorkommen in d. Thierwelt u. n. ihrer Bedeutung. (*Oken's Isis*. 1848).

PREMIÈRE PARTIE

EMBRYOLOGIE SYSTÉMATIQUE

PREMIÈRE PARTIE

EMBRYOLOGIE SYSTÉMATIQUE

INTRODUCTION

Chez tous les Métazoaires, la segmentation est suivie par une série de phénomènes d'où résulte le groupement des cellules embryonnaires en couches ou membranes définies désignées sous le nom de *feuillets germinatifs*. Il y a toujours deux de ces feuillets, appelés *épiblaste* (ectoderme) et *hypoblaste* (entoderme) et dans le plus grand nombre des cas, un troisième feuillet appelé *mésoblaste* (mésoderme) s'interpose entre les deux. Les organes de l'adulte se constituent par les progrès de la différenciation des feuillets germinatifs. Aussi est-il d'usage dans le langage de l'embryologie de parler des organes comme dérivés de tel ou tel feuillet germinatif.

A la fin de la partie de cet ouvrage consacrée à l'embryologie systématique sont discutées les questions difficiles qui s'élèvent relativement à l'homologie complète ou partielle de ces feuillets dans l'ensemble des Métazoaires ou à la signification que l'on doit attacher aux divers procédés suivant lesquels ils se forment. Quelques mots sur le rôle général que les feuillets sont destinés à remplir et sur les caractères généraux des processus suivant lesquels ils se constituent ne seront cependant pas déplacés ici.

Parmi les trois feuillets, l'épiblaste et l'hypoblaste doivent être regardés comme primaires. L'épiblaste est essentiellement le tégument primitif et constitue le feuillet protecteur et sensoriel. Il donne naissance à la peau, à la cuticule, au système nerveux et aux organes des sens spéciaux. L'hypoblaste est essentiellement le feuillet digestif et sécrétoire et donne naissance à l'épithélium qui tapisse la cavité digestive et aux glandes qui y débouchent.

Le mésoblaste se rencontre dans un état de complet développement seulement chez les formes d'organisation plus élevée que les Cœlentérés. Il donne naissance au tissu conjonctif général, au squelette

interne, au système musculaire, au revêtement de la cavité générale aux systèmes vasculaire et excréteur. Il est probablement originairement dérivé de différenciations des deux feuillets primaires et dans tous les groupes pourvus d'une cavité générale bien développée, il se divise en deux couches. L'une d'elles prend part à la constitution de la paroi du corps et est désignée sous le nom de *mésoblaste somatique,* l'autre prend part à la constitution de la paroi des viscères et est désignée sous le nom de *mésoblaste splanchnique*.

Un très grand nombre, pour ne pas dire le plus grand nombre des organes dérivent de parties de deux des feuillets germinatifs. Beaucoup de glandes par exemple ont un revêtement d'hypoblaste enveloppé par une couche mésoblastique.

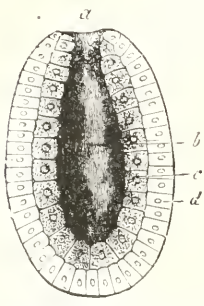


Fig. 55. — Diagramme d'une gastrula (empruntè à Gegenbaur) (*).

Le caractère de la segmentation a une grande influence sur le mode de formation des feuillets germinatifs, il dépend lui-même surtout, comme on l'a vu dans le chapitre précédent, de la répartition du vitellus nutritif. Lorsque la segmentation est régulière et aboutit à la formation d'une blastosphère, les cellules uniformes qui constituent la paroi de la blastosphère se différencient d'ordinaire en épiblaste et hypoblaste de l'une des deux manières suivantes :

1° Une moitié de la blastosphère peut s'enfoncer dans l'autre moitié. Ainsi s'établit un hémisphère à deux couches de cellules qui s'allonge bientôt en même temps que son orifice se rétrécit pour former une pore étroit (fig. 55). La forme embryonnaire ainsi produite a reçu le nom de *gastrula.* Le processus suivant lequel elle se forme est désigné sous celui d'*invagination embolique* ou simplement d'invagination. Des deux couches qui la constituent, l'interne (*c*) est l'hypoblaste, et l'externe (*d*) l'épiblaste ; le pore par lequel s'ouvre la cavité tapissée par l'hypoblaste est le *blastopore* (*a*). La cavité elle-même reçoit le nom d'*archentéron* (*b*).

2° Les cellules de la blastosphère peuvent se diviser elles-mêmes par un clivage parallèle à la surface en deux couches (fig. 56, 3 et 4). Les deux couches sont, comme auparavant, l'épiblaste et l'hypoblaste, et le processus par lequel elles ont pris naissance porte le nom de *délamination*. La cavité centrale ou archentéron (F) est, dans le cas de la délamination, la cavité de segmentation primitive et non pas une cavité entièrement nouvelle, comme dans le cas de l'invagination. Par la perforation de la vésicule close à double paroi résultant de la délamination, il se produit une forme embryonnaire de structure iden-

(*) *a*, blastopore. — *b*, archentéron. — *c*, hypoblaste. — *d*, épiblaste.

tique à celle de la gastrula par invagination (fig. 56). L'orifice (M), dans ce cas, ne porte cependant pas le nom de blastopore, mais de bouche.

Lorsque la segmentation ne suit pas le type régulier, les processus

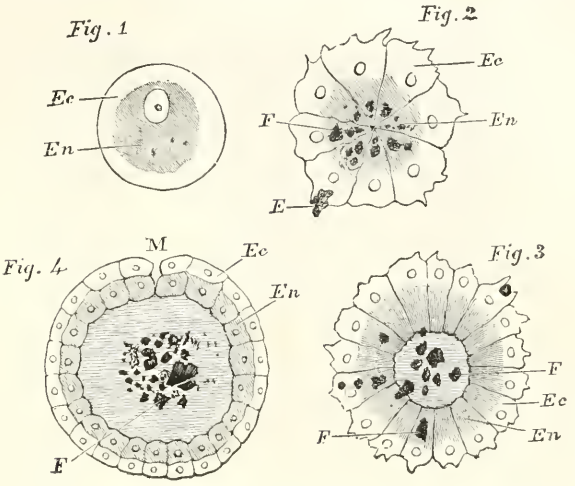


Fig. 56. — Diagramme montrant la formation d'une gastrula par délamination (emprunté à Lankester) (*).

qui viennent d'être décrits sont généralement plus ou moins modifiés. Le vitellus est d'ordinaire concentré dans les cellules qui dans le cas d'une gastrula simple s'invagineraient. Par conséquent ces cellules deviennent nettement distinctes des cellules épiblastiques pendant la segmentation et beaucoup plus volumineuses qu'elles. Le volume des cellules hypoblastiques nécessite une modification du processus normal d'invagination embolique et amène la substitution d'un autre processus, l'extension des cellules épiblastiques comme une mince couche autour de l'hypoblaste. Ce processus (fig. 57) est désigné sous le nom d'*invagination épibolique*. Le point où l'épiblaste se referme autour de l'hypoblaste est le blastopore. Toutes les formes intermédiaires entre l'invagination embolique et l'invagination épibolique ont été rencontrées.

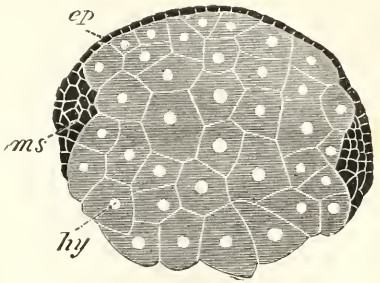


Fig. 57. — Coupe transversale de l'œuf de l'*Euaxes* à un stade peu avancé du développement (d'après Kowalevsky) (**).

(*) 1, œuf. — 2, œuf en segmentation. — 3, commencement de la délamination après l'apparition d'une cavité centrale. — 4, délamination complète ; la bouche se forme en M. — Dans les figures 1, 2 et 3 : Ec, ectoplasma et En, entoplasma. — Dans la fig. 4 : Ec, épiblaste, En, hypoblaste.

(**) *ep*, épiblaste. — *ms*, bande mésoblastique. — *hy*, hypoblaste.

Dans la délamination, lorsque la segmentation n'est pas uniforme, ou lorsqu'il se forme une morula sans cavité de segmentation, la masse cellulaire centrale pleine en se séparant des cellules périphériques produit la différenciation de l'épiblaste et de l'hypoblaste (fig. 58, A).

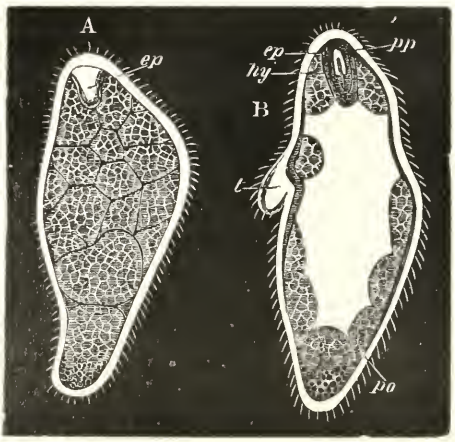


Fig. 58. — Deux stades du développement du *Stephanomia pictum* (d'après Metschnikoff) (*).

Dans le cas de l'invagination épibolique comme dans le type de délamination dont il vient d'être question, la cavité archentérique se

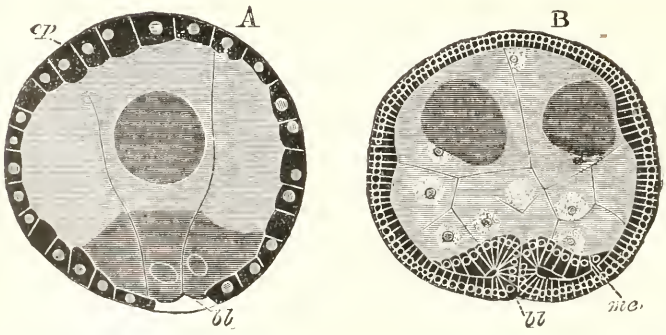


Fig. 59. — Gastrula épibolique de Bonellie (d'après Spengel) (**).

forme, dans la plupart des cas, secondairement dans la masse solide de l'hypoblaste (fig. 58, B).

(*) A, stade qui suit la délamination. — *ep*, invagination de l'épiblaste pour former le pneumatocyste. — B, stade postérieur, après l'apparition de la cavité gastrique dans l'hypoblaste solide. — *po*, polypite. — *t*, tentacule. — *pp*, pneumatophore. — *ep*, invagination de l'épiblaste pour former le pneumatocyste. — *hy*, hypoblaste entourant le pneumatocyste.

(**) A, stade dans lequel les quatre cellules hypoblastiques sont presque entièrement entourées par l'épiblaste. — B, stade postérieur au commencement de la formation du mésoderme par un repli des lèvres du blastopore. — *ep*, épiblaste. — *me*, mésoblaste. — *bl*, blastopore.

Les œufs à segmentation partielle présentent d'ordinaire des modifications de la gastrula épibolique.

On rencontre dans le règne animal un grand nombre de variétés des types d'invagination et de délamination qui viennent d'être décrits, et il n'est pas rare que le mode d'origine des feuillets ne puisse être rattaché ni à l'un ni à l'autre de ces procédés.

Le mésoblaste apparaît d'ordinaire postérieurement aux deux feuillets primaires. Il tire alors son origine de l'un de ces feuillets ou de tous les deux; mais ses modes de formation sont si variés qu'il serait inutile d'essayer d'en établir une classification. Dans les cas d'invagination il se forme souvent aux lèvres du blastopore (fig. 57 et 59). Dans d'autres cas une partie du mésoderme apparaît sous forme de deux diverticules creux des parois de l'archentéron. Des diverticules de ce genre sont représentés dans la figure 60, B et C en *pv*. La cavité des

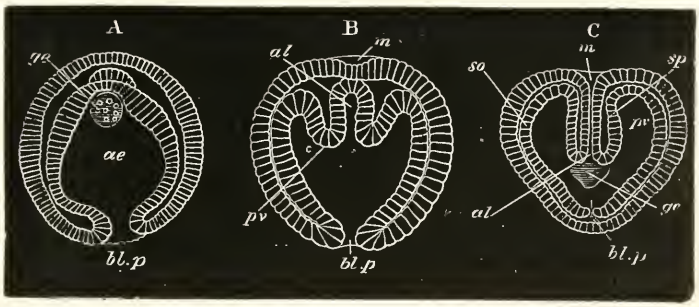


Fig. 60. — Trois stades du développement de la *Sagitta* (A et C d'après Bütschli, B d'après Kowalevsky). Les trois embryons sont représentés dans la même position (*).

diverticules forme la cavité générale et leurs parois, les lames somatique et splanchnique du mésoblaste (fig. C, *sp*. et *so*). L'archentéron se transforme toujours, en partie, en une portion de la cavité digestive portion à laquelle on donne le nom de *mésentéron*. La cavité digestive comprend d'ordinaire en outre deux portions additionnelles appelées *stomodæum* et *proctodæum*, dérivées d'invaginations épiblastiques. Elles forment respectivement les extrémités orale et anale du tube digestif.

(107) K. E. von Baer. *Ueb. Entwicklungsgeschichte d. Thiere*. Königsberg, 1828-1837.
(108) C. Claus. *Grundzüge d. Zoologie*. Marburg et Leipzig, 1879.
(109) C. Gegenbaur. *Grundriss. d. vergleichenden Anatomie*. Leipzig, 1878. Trad. franç.

(*) A, stade de gastrula. — B, stade postérieur; l'archentéron primitif commence à se diviser en trois parties dont les deux latérales sont destinées à former le mésoblaste. — C, stade plus avancé; l'invagination buccale *b* est en continuité avec la cavité digestive et le blastopore s'est fermé. — *m*, bouche. — *al*, tube digestif. — *ae*, archentéron. — *bl. p*, blastopore. — *pv*, cavité périviscérale. — *sp*, mésoblaste splanchnique. — *so*, mésoblaste somatique. — *ge*, organes génitaux.

de la première édition. Paris, 1874. Trad. angl. *Elements of Comparative Anatomy.* Macmillan and Co., 1878.

(110) E. Haeckel. *Studien z. Gastræa-Theorie.* Jena, 1877 et *Jenaische Zeitschrift* VIII et IX.

(111) E. Haeckel. *Schöpfungsgeschichte.* Leipzig. Trad. franç. : Histoire de la création Paris, 1877, et Trad. angl. *The History of Creation.* King and Co., Londres, 1876.

(112) E. Haeckel. *Anthropogenie.* Leipzig. Trad. franç. Paris, 1878, et Trad. angl. *Anthropogeny.* Kegan Paul and Co., Londres, 1878.

(113) Th. H. Huxley. *The Anatomy of. Invertebrated Animals.* Churchill, 1877.

(114) E. R. Lankester. Notes on Embryology and Classification (*Quart. J. of Micr. Science*, XVII. 1877). Trad. franç. Paris, 1881.

(115) A.-S.-P. Packard. *Life Histories of Animals, including Man, or Outlines of Comparative Embryology.* Holt et Co., New-York, 1876.

(116) H. Rathke. *Abhandlungen z. Bildung-und Entwicklungsgesch. d. Menschen u. d. Thiere.* Leipzig, 1833.

CHAPITRE IV

DICYÉMIDES ET ORTHONECTIDES

DICYÉMIDES

La structure et le développement de ces remarquables parasites des organes rénaux des Céphalopodes ont récemment été considérablement élucidés par les recherches d'Ed. van Beneden, et bien qu'on n'ait pas découvert d'élément mâle, l'embryon naît cependant de corps qui ont une très grande ressemblance avec des œufs ordinaires.

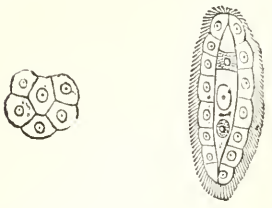
Van Beneden a montré que le *Dicyema* adulte consiste en une couche unique de cellules épiblastiques ciliées un peu modifiées en avant pour former un renflement céphalique et une grande cellule hypoblastique nucléée entourée par l'épiblaste. Il y a deux sortes d'embryons provenant l'une et l'autre de germes qui se forment dans la cellule hypoblastique. Les deux sortes d'embryons apparaissent dans des individus de forme un peu différente. L'une, appelée par Kölliker *embryon vermiforme*, est produite par les individus de *Dicyema* plus grêles et plus allongés qui ont été appelés *Nématogènes* (van Beneden). Ces embryons passent directement à la forme du parent sans métamorphose.

La seconde sorte d'embryons appelée *infusoriforme* diffère beaucoup du parent et a une existence libre. On ne sait ce qu'elle devient. Elle tire son origine d'individus plus courts et plus gros appelés *Rhombogènes*.

Embryons vermiformes. — Les germes ou cellules qui donnent naissance aux embryons vermiformes apparaissent par formation endogène dans le réseau protoplasmique de la cellule hypoblastique axiale. Ils se montrent d'abord sous forme de sphères petites, mais bien définies avec un petit corps central. Puis il se différencie une couche corticale qui augmente peu à peu d'épaisseur et constitue le corps d'une cellule dont le noyau et le nucléole sont formés respectivement par la partie interne de la sphère originelle et le petit corps central. Ces germes peuvent se former dans toutes les parties de la cellule hypoblastique et sont souvent très nombreux.

Le germe quand il est complètement formé subit une segmentation

très semblable à celle d'un œuf ordinaire. Il se divise en deux, puis en quatre segments à peu près égaux. De ces quatre segments, l'un cependant reste passif pendant le reste du développement. Les trois autres se divisent et se disposent de façon à envelopper partiellement comme dans une coupe la cellule passive (fig. 61, A). Les six cellules qui résultent de leur division se divisant de nouveau donnent naissance à douze cellules qui entourent presque complètement la cellule passive, laissant seulement un petit orifice en un point. Le processus suivant lequel la cellule centrale est enveloppée est, comme l'a fait remarquer Ed. van Beneden, entièrement identique avec la formation d'une gastrula par épibolie et l'espace où la cellule centrale reste à découvert est le blastopore. La cellule centrale elle-même forme la cellule hypoblastique de l'adulte et les cellules périphériques, l'épiblaste.



A. B.

Fig. 61. — A, stade gastrula du *Dicyema typus*. — B, embryon vermiforme du même (emprunté à Gegenbaur, d'après Ed. van Beneden).

A ce moment, l'embryon a pris une forme ovale et le blastopore est situé au pôle du grand axe de l'ovale où le renflement céphalique finit par se former.

Le reste du développement consiste surtout dans la fermeture du blastopore et la multiplication des cellules épiblastiques. Avant que le développement ne soit achevé, et pendant que l'embryon est encore dans le corps du parent deux germes destinés eux-mêmes à donner naissance à de nouveaux embryons apparaissent dans la cellule hypoblastique, un de chaque côté du noyau (fig. 61. B). L'embryon continue à s'allonger pendant que les cellules antérieures se transforment en cellules polaires. Des cils apparaissent simultanément sur toute la surface et l'embryon sort du corps du parent d'ordinaire au pôle céphalique, et devient lui-même parasite de l'organe rénal de l'hôte dans lequel il se trouve. Au moment de la naissance l'embryon peut contenir un certain nombre de germes et quelquefois même d'embryons en voie de développement.

Embryons infusoriformes. — Les embryons infusoriformes peuvent vivre dans l'eau de mer et conduisent presque certainement à une existence libre. A l'état le plus développé qui soit actuellement connu ils présentent une structure assez compliquée (fig. 62, D,E,F,G).

Le corps est à peu près pyriforme avec une extrémité obtuse dirigée en avant pendant la natation et une extrémité plus pointue dirigée en arrière. La première peut être appelée l'extrémité antérieure, la dernière, l'extrémité postérieure ou queue. A l'extrémité antérieure sont situés deux corps réfringents (*r*) placés au-dessus d'un organe impair que l'on peut appeler l'urne.

Nous étudierons successivement la structure de l'urne, les corps réfringents et la queue.

L'urne se compose de trois parties : une paroi (*u*), un couvercle (*l*) et un contenu (*gr*). La paroi de l'urne est hémisphérique et formée de deux moitiés accolées par leurs bords (fig. F). Sa concavité est dirigée en avant et on observe dans l'épaisseur de son bord un certain nombre de corpuscules en forme de bâtonnets qui semblent former un anneau près de la surface lorsqu'on regarde l'urne de face (fig. D). L'opercule a la forme d'une pyramide surbaissée dont le sommet est dirigé en dehors ; il est formé de quatre segments (fig. D). Le contenu de l'urne qui remplit complètement sa cavité consiste en quatre cellules polynucléaires disposées en forme de croix qui à de faibles grossissements apparaissent comme des corps granuleux (fig. F). Elles sont souvent rejetées, en apparence à la volonté de l'embryon.

Les corps réfringents (*r*) au nombre de deux, un de chaque côté de la ligne médiane, sont constitués par une substance qui n'est pas de na-

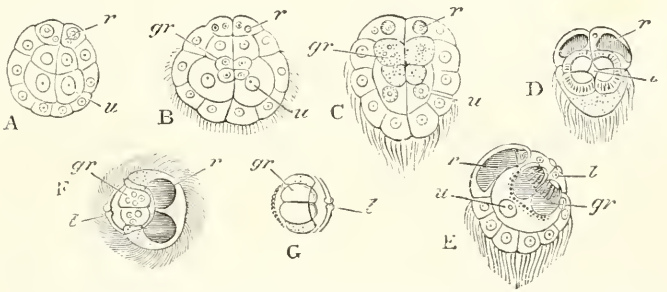


Fig. 62. — Embryon infusoriforme de *Dicyema*. — A, B, C, trois stades avancés du développement. — D, E, F, la larve complètement développée vue de face en D, de profil en E et en dessus en F. — G, vue latérale de l'urne (*).

ture grasse et qui est indifférente à la plupart des réactifs. Chacun est enveloppé dans une capsule spéciale et à certains moments chaque capsule renferme plus d'un corps réfringent. La queue est un organe conique formé de cellules granuleuses ciliées.

Aucune hypothèse plausible n'a été émise sur la fonction de l'urne ou des corps réfringents.

Les embryons infusoriformes naissent de germes qui ont une origine différente des germes des embryons vermiformes. Des cellules au nombre de une à cinq apparaissent dans la cellule hypoblastique axiale d'une manière qui n'a pas été nettement élucidée et chacune d'elles donne naissance par formation endogène à plusieurs générations de cellules qui toutes se développent en embryons infusoriformes.

(*) *u*, paroi de l'urne. — *l*, couvercle de l'urne. — *r*, corps réfringents. — *gr*, corps granuleux remplissant l'intérieur de l'urne.

La cellule primitive est appelée par Van Beneden germigène. Dans son protoplasma apparaissent d'abord par formation endogène un certain nombre de germes, mais le noyau du germigène ne prend pas part à leur formation. Ils finissent par se détacher de la cellule mère autour de laquelle ils prennent une disposition concentrique. Une seconde, puis une troisième génération de germes se forment de la même manière, jusqu'à ce que tout le protoplasma de la cellule primitive soit absorbé par leur formation et qu'il n'en reste que le noyau. Les germes ainsi formés se disposent à peu près en trois couches concentriques dont la plus interne est la plus jeune. Un seul Rhombogène peut renfermer une à cinq masses de germes. Les germes subissent une division dans le cours de laquelle leurs noyaux montrent avec une grande netteté la forme en fuseau. Dans le cours de la segmentation, l'embryon prend peu à peu sa forme permanente et quatre des cellules qui le composent peuvent se distinguer des autres par leurs dimensions plus considérables (fig. 62, A, *u*). Les deux plus grosses forment la paroi de l'urne et donnent aussi naissance à quatre cellules plus petites (fig. 62, B, *gr*) qui finissent par devenir polynucléaires et constituer les quatre cellules granuleuses contenues dans l'urne. Les deux autres cellules forment le couvercle. Les diverses parties de l'urne sont d'abord placées côte à côte, mais dans le cours du développement, les cellules qui devront former la paroi s'enfoncent et les quatre cellules granuleuses pénètrent dans leur concavité. En même temps les cellules qui formeront le couvercle de l'urne modifient leurs rapports de façon à recouvrir la paroi de l'urne. Les deux cellules immédiatement supérieures à l'urne donnent naissance aux corps réfringents (fig. 62, A, B, C, *r*) et le reste des cellules de l'embryon constitue la queue (fig. 62, C). L'embryon devient cilié et atteint son développement presque complet avant de quitter les tissus du parent. Il est d'ordinaire expulsé par l'extrémité céphalique.

Comme il a déjà été dit, il est probable que les embryons infusoriformes quittent les organes rénaux de leur hôte et mènent une existence indépendante. On ne sait cependant pas ce qu'ils deviennent ensuite, bien qu'il ne soit guère douteux qu'ils ne servent à porter l'espèce chez de nouveaux hôtes.

Jusqu'à ce que le développement postérieur de l'embryon infusoriforme soit connu, il n'est pas possible d'arriver à une conclusion définitive sur les affinités de ce singulier parasite. Van Beneden veut en former, à cause de sa simplicité d'organisation, un groupe intermédiaire aux Protozoaires et aux Métazoaires (Mésozoaires). Il semble cependant très possible que la simplicité de son organisation soit due à l'existence parasite, hypothèse à l'appui de laquelle vient la fréquente occurrence du processus de formation cellulaire endogène dans la cellule axiale hypoblastique. Strasburger a démontré que la formation cellu-

laire endogène est dérivée secondairement de la division cellulaire de sorte que l'occurrence de ce processus chez le *Dicyema* indique probablement que l'hypoblaste était primitivement pluricellulaire.

Il n'est pas improbable que l'énigmatique embryon infusoriforme puisse se développer en une forme sexuée dont les produits sont destinés à compléter le cycle du développement en redevenant parasite de l'organe rénal d'un Céphalopode.

(117) Ed. van Beneden. Recherches sur les Dicyémides (*Bull. d. l'Académie roy. de Belgique*, 2e série, XLI (n° 6) et XLII (n° 7). 1876. — Le lecteur trouvera dans ce mémoire un exposé complet de la littérature.

(118) A. Kölliker. *Ueber Dicyema paradoxum den Schmarotzer der Venenanhänge der Cephalopoden.*

(119) Aug. Krohn. Ueb. d. Vorkommen von Entozoen (*Froriep Notizen*, VII. 1839).

ORTHONECTIDES

Un certain nombre de parasites microscopiques infestant divers Némertiens, Turbellariés et Ophiurides ont été récemment étudiés par Giard et Metschnikoff ; le premier les a réunis en un groupe spécial qu'il appelle Orthonectides. Leur première découverte est due à W. C. Mac Intosh.

A l'état adulte ce sont (Metschnikoff) des corps (1) à peu près pyriformes formés par une sorte de plasmodium de cellules émettant des prolongements lobés irréguliers. Dans l'intérieur de ce corps sont des œufs à tous les états de développement. Dans le type observé par Metschnikoff (*Intoshia gigas* = *Rhopalura Giardi*), les œufs subissent une segmentation régulière d'où résulte la formation d'une blastosphère (2) dans laquelle une couche interne va se différencier par délamination. Il existe deux sortes d'embryons, l'une plus petite, l'autre plus grosse, mais tous les embryons d'une même femelle appartiennent au même type. Les plus gros deviennent des femelles et les plus petits des mâles.

Les embryons femelles sont ovoïdes. La couche externe de cellules ou épiblaste se couvre de cils et se divise en neuf segments dont le second diffère des autres par l'absence de cils vibratiles et par la présence de corpuscules réfringents. La couche interne qui entoure la cavité centrale et pourrait être considérée comme l'hypoblaste est destinée d'après Metschnikoff à se transformer en œufs.

Les embryons mâles sont plus allongés que les femelles dont ils diffèrent en outre en ce qu'ils ont seulement six segments. Les cellules du feuillet interne sont destinées à se diviser pour former des spermatozoïdes (3).

Les larves sont probablement libres, et c'est à l'état libre que la fécondation semblerait s'effectuer. Lorsque les larves femelles deviennent parasites elles

(1) Cette description est au moins vraie pour le type observé par Metschnikoff. L'histoire complète des autres formes n'est pas encore connue.

(2) Avec ou sans cavité de segmentation (Metschnikoff. Untersuchungen über Orthonectiden (*Zeitsch. f. wiss. zool.* XXXV, 1881) (*Trad.*).

(3) Chez le *Rhopalura Intoshii*, le développement est semblable, mais il n'existe jamais de cavité de segmentation et le mâle a huit ou peut-être neuf segments comme la femelle. La même femelle peut en outre donner naissance à des embryons des deux sexes (Metschnikoff, *loc. cit.*) (*Trad.*).

subissent une métamorphose dont les stades n'ont pas été observés mais dans le cours de laquelle les cellules épiblastiques s'unissent probablement en un plasmodium.

Les observations de Giard sont sur plusieurs points inconciliables avec celles de Metschnikoff, mais d'après les faits établis par ce dernier, il semble possible que Giard ait fait deux genres pour les mâles et les femelles d'une même espèce, et que la description donnée par Giard dans une de ses espèces d'une segmentation inégale suivie par une gastrula épibolique résulte de la fusion temporaire de deux œufs en segmentation. Giard a donné la description d'une reproduction gemmipare interne sur l'exactitude de laquelle des doutes ont été émis par Metschnikoff. Les affinités des Orthonectides sont aussi obscures que celles des Dicyémides, bien qu'on ne puisse guère douter que leur organisation n'ait été beaucoup simplifiée en raison de leur état parasite. L'origine des produits génitaux dans le tissu axial est un trait qui leur est commun avec les Dicyémides.

(120) Alf. Giard. Les Orthonectida classe nouv. d. Phylum des Vers (*Journal de l'Anat. et de la Physiol.*, XV. 1879).

(121) El. Metschnikoff. Zur Naturgeschichte d. Orthonectidae (*Zoologischer Anzeiger* (n° 40, 43). 1879).

CHAPITRE V

PORIFÈRES (SPONGIAIRES)

Bien que dans les dernières années les progrès de nos connaissances sur le développement des Porifères aient probablement été plus grands que sur tout autre groupe, il reste pourtant encore beaucoup de points très obscurs, et il est impossible d'exposer des caractères généraux s'appliquant au groupe tout entier.

Calcisponges. — La forme qui a été jusqu'ici le plus complètement étudiée est le *Sycandra raphanus*, espèce de Calcisponge (Metschnikoff, nos 132 et 134; F. E Schultze, nos 139 et 142) et c'est par l'histoire biologique de cette espèce que je commencerai ma description.

L'œuf du *Sycandra*, comme celui des autres Éponges, a la forme d'une masse protoplasmique nucléée, nue et amœboïde. Par analogie avec les autres représentants du groupe, il n'est pas douteux qu'il ne soit fécondé par un élément spermatique mâle, bien que le fait n'ait pas encore été observé. On ne sait rien sur les changements qui accompagnent la fécondation.

La segmentation et les premiers stades du développement ont lieu dans les tissus du parent. La segmentation quoique dérivant de la segmentation régulière présente quelques particularités. L'œuf se divise suivant un plan vertical d'abord en deux, puis en quatre segments égaux. Mais, même lorsqu'il n'y a que deux segments formés, chacun d'eux a une extrémité pointue et l'autre extrémité plus élargie. L'extrémité pointue donnera naissance aux cellules ciliées de la future larve et l'extrémité élargie aux cellules granuleuses. La division suivante au lieu d'avoir lieu, comme d'ordinaire, dans un plan horizontal (équatorial), suit au contraire deux plans verticaux intermédiaires aux deux premiers plans de segmentation. Huit segments égaux se forment ainsi dont chacun a la forme d'une pyramide. Tous les segments sont situés sur un seul rang et sont disposés de façon à donner à l'œuf entier la forme d'un cône surbaissé dont le sommet est formé par les extrémités pointues des segments constituants (fig. 63, B). Les sommets des segments ne se touchent cependant pas complètement, mais laissent un espace vide central qui constitue un canal traversant l'œuf suivant son axe et ouvert à ses deux extrémités. La première indica-

tion de ce canal apparaît lorsqu'il n'existe que quatre segments, et on doit le considérer comme l'homologue de la cavité de segmentation des autres œufs. Le plan de segmentation suivant est horizontal, (équatorial) et les sommets des huit cellules se détachent pour former une rangée de petites cellules. Lorsque cette division est achevée (fig. 63, C) l'œuf est formé de seize cellules disposées en deux rangées superposées. L'œuf présente alors à peu près la forme d'une lentille biconvexe dans l'axe de laquelle le canal central existe encore. A la fin du stade suivant il existe quarante-huit cellules disposées sur quatre rangées (fig. 63, D et E), les deux rangées externes contenant chacune huit cellules et les deux internes seize. Les deux rangées

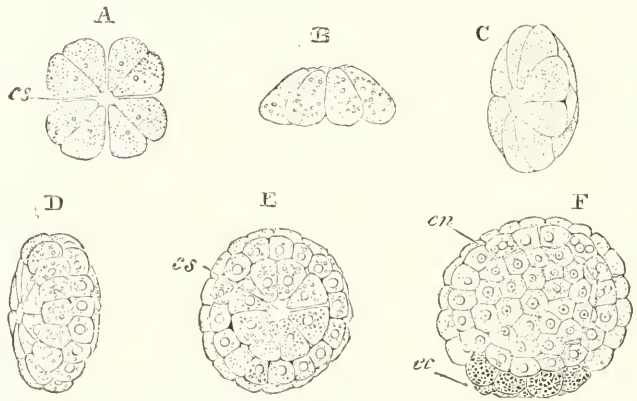


Fig. 63. — Stades successifs de la segmentation du *Sycandra raphanus* (emprunté à F. E. Schultze) (*).

internes se forment probablement par l'apparition simultanée de deux sillons équatoriaux divisant chacune des rangées primitives en deux et par la division subséquente des cellules des deux internes des rangées ainsi formées. A la fin de ce stade, les huit cellules basilaires deviennent granuleuses (fig. 63, F). En même temps, la partie centrale de la cavité de segmentation s'élargit, tandis que ses orifices terminaux se rétrécissent et enfin se ferment peu après la fin de ce stade. Le canal axial prend ainsi le caractère d'une cavité de segmentation close. L'œuf lui-même devient en même temps une blastosphère.

Ce stade est presque le dernier de la segmentation ; au stade suivant les cellules se multiplient aux pôles de la blastosphère ; sur la plus grande partie de la périphérie elles deviennent columnaires et ciliées (fig. 64, *en*), tandis que les cellules granuleuses (*ec*) se multiplient

(*) A, stade avec huit segments encore disposés par paires, vu en dessus. — B, vue de profil du stade avec huit segments. — C, vue de profil du stade avec seize segments. — D, vue de profil du stade avec quarante-huit segments. — E, vue en dessus du stade avec quarante-huit segments. — F, vue de profil de l'embryon au stade de blastosphère. Huit des cellules granuleuses qui donnent naissance à l'épiblaste de l'adulte se montrent au pôle inférieur. — *cs*, cavité de segmentation. — *ec*, cellules granuleuses qui forment l'épiblaste. — *en*, cellules claires qui forment l'hypoblaste.

jusqu'à atteindre le nombre d'environ trente-deux et semblent s'invaginer au moins en partie dans la cavité de segmentation qu'elles réduisent à une simple fente. Ce stade est le dernier que traverse l'embryon dans les tissus du parent. La figure 64 qui représente l'embryon *in situ* montre ses rapports à ce moment. L'embryon est toujours placé dans le voisinage d'un des canaux radiaires. Il se fraie

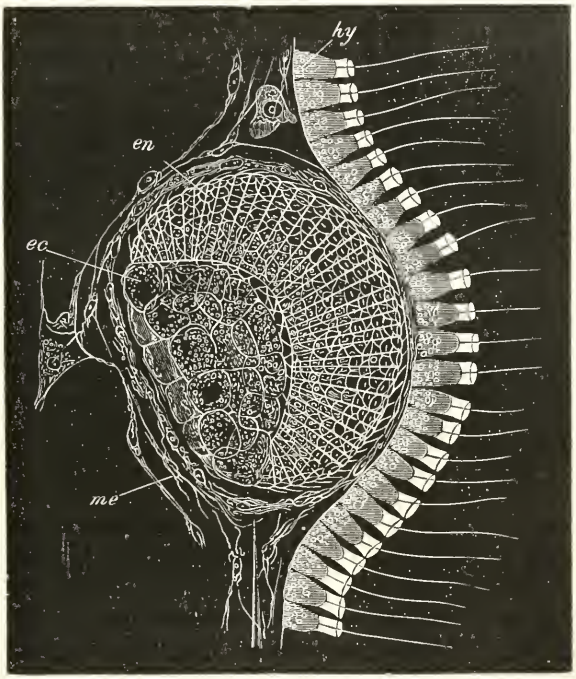


Fig. 64. — Larve de *Sycandra raphanus* au stade pseudogastrula, en place dans les tissus maternels (empruntè à F. E. Schultze) (*).

une voie à travers les cellules de revêtement, et arrive dans le canal d'où il est transporté dans l'eau ambiante. Lorsque la larve est devenue libre, les cellules granuleuses à demi invaginées augmentent de dimension et se retournent de façon à faire à l'extérieur une saillie beaucoup plus accusée que dans la capsule ovarique du parent. Au stade gastrula, s'il mérite ce nom, traversé par l'embryon dans les tissus du parent, il ne faut attacher aucune importance.

La larve après avoir quitté les tissus du parent a une forme ovoïde et est divisée transversalement en deux régions (fig. 65, A). L'une est

(*) *me*, mésoblaste de l'adulte. — *hy*, cellules à collerette formant l'hypoblaste de l'adulte. — *en*, cellules claires de la larve qui finissent par s'invaginer pour former l'hypoblaste. — *ec*, cellules granuleuses de la larve qui donnent naissance à l'épiblaste : à ce stade elles sont en partie invaginées.

constituée par de longues cellules claires, ciliées renfermant une petite quantité de pigment vers leur extrémité interne (*en*); l'autre région qui est la plus étendue par les trente-deux cellules granuleuses dont il a déjà été fait mention. Quinze ou seize de ces cellules sont disposées en un anneau spécial limitant la région des cellules ciliées. Au centre de l'embryon est une cavité de segmentation (*c.s.*) située entre les cellules claires et les cellules granuleuses, mais limitée surtout par la face interne concave des dernières. Ce stade a reçu le nom d'*amphiblastula*. Pendant les dernières périodes du stade amphiblastula, il apparaît dans

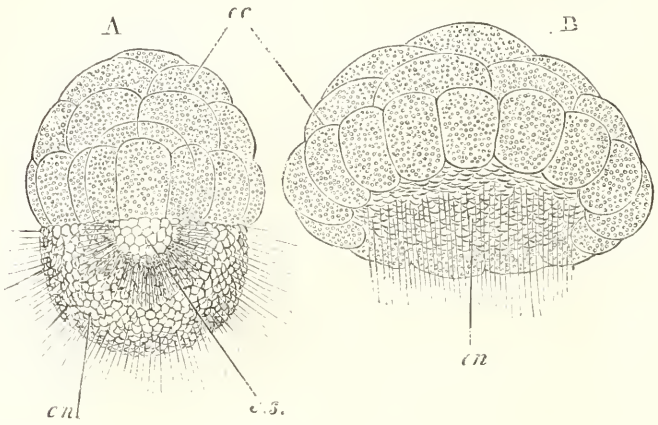


Fig. 65. — Deux stades libres du développement du *Sycandra raphanus* (emprunté à F. E. Schultze) (*)

ces cellules granuleuses une cavité qui les divise en deux couches. Après que la larve a mené quelque temps une existence libre, il se produit une série de transformations remarquables, qui aboutissent à l'invagination de l'hémisphère formé de cellules ciliées et qui préludent à la fixation permanente de la larve. Le phénomène tout entier de l'invagination s'accomplit en une durée d'environ une demi-heure. L'embryon s'aplatit d'abord dans son ensemble, mais spécialement dans la moitié ciliée qui devient de moins en moins proéminente (fig. 65, B). Puis les cellules qui le composent subissent une véritable invagination. Cette invagination amène l'oblitération de la cavité de segmentation et la larve prend une forme plan-convexe comprimée avec une cavité de gastrula centrale et un blastopore au centre de la face plane. Les deux couches de la gastrula peuvent maintenant prendre les noms d'épiblaste et d'hypoblaste. Le blastopore se resserre peu à peu par l'accroissement de la rangée externe de cellules granuleuses.

(*) A, stade amphiblastula. — B, stade postérieur après que les cellules ciliées ont commencé à s'invaginer. — *cs*, cavité de segmentation. — *cc*, cellules granuleuses destinées à former l'épiblaste. — *en*, cellules ciliées qui s'invaginent pour former l'hypoblaste.

Lorsqu'il est devenu très petit la larve se fixe par la face plane où il est situé, au moyen de prolongements protoplasmiques de l'anneau externe des cellules épiblastiques qui, en même temps que les autres cellules de l'épiblaste deviennent alors amœboïdes. Elles deviennent en même temps plus claires et laissent voir l'intérieur de la gastrula. Entre l'épiblaste et les cellules hypoblastiques qui limitent la cavité de la gastrula apparaît une couche hyaline sans structure qui est plus intimement rattachée à l'épiblaste qu'à l'hypoblaste et dérive probablement du premier. La figure 66 représente le stade gastrula après la fixation de la larve.

Il semblerait d'après les observations de Metschnikoff (n° 134), y avoir, interposées entre les deux feuillets primaires, un certain nombre de cellules mésoblastiques qu'il fait dériver de la partie interne de la masse de cellules granuleuses.

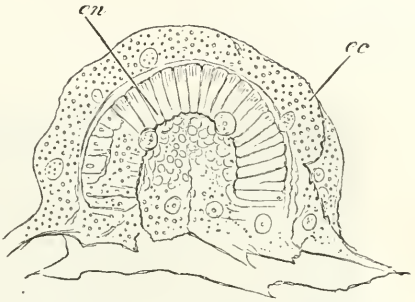


Fig. 66. — Stade de gastrula fixée du *Sycandra raphanus* (emprunté à F. E. Schulze) (*).

Après l'invagination les cils des cellules hypoblastiques ne se montrent plus et sont probablement résorbés, leur disparition coïncide presque avec l'oblitération complète du blastopore, qui a lieu peu après la fixation de la larve.

Peu après l'occlusion du blastopore, apparaissent dans la larve des spicules calcaires en forme de baguettes non ramifiées, pointus à leurs deux extrémités. Ils semblent se former sur les cellules mésoblastiques situées entre l'épiblaste et l'hypoblaste (1). La larve lorsqu'elle est fixée s'accroît rapidement en longueur et prend une forme cylindrique (fig. 67, A). Les parois latérales du cylindre sont pourvues de spicules calcaires qui se projettent au delà de la surface et outre les formes non ramifiées, il se développe des spicules à trois et quatre rayons et d'autres avec une extrémité obtuse et un bord dentelé en scie. L'extrémité du cylindre opposée à la surface de fixation est aplatie et bien qu'entourée par un anneau de spicules à quatre rayons en est elle-même dépourvue. A cette extrémité il se forme une perforation étroite s'ouvrant dans la cavité gastrique ; cette perforation augmente

(1) Metschnikoff a été le premier à décrire ainsi le développement des spicules chez le *Sycandra*, mais le professeur Schulze m'a fait connaître dans une lettre qu'il était arrivé au même résultat.

(*) La figure montre les cellules épiblastiques amœboïdes dérivées des cellules granuleuses des premiers stades, et les cellules hypoblastiques columnaires limitant la cavité de la gastrula dérivées des cellules ciliées. La larve est fixée par les cellules amœboïdes de la face sur laquelle est situé le blastopore.

rapidement de diamètre et devient un oscule exhalant (*os*). Une série de pores inhalants se forme également sur les parois latérales du cylindre. Le moment relatif de l'apparition de l'oscule simple et des pores plus petits n'est pas constant pour les différentes larves. Lorsque la cavité centrale de la gastrula de l'Éponge est de nouveau mise en communication avec l'eau extérieure, les cellules hypoblastiques qui la tapissent redeviennent ciliées (fig. 67 B, *en*) et développent la collerette particulière caractéristique des cellules hypoblastiques des Spongiaires (fig. 64, *hy*). Lorsque ce stade du développement est atteint, nous avons sous les yeux une Éponge complètement formée du type que Hæckel a fait connaître sous le nom d'*Olynthus*.

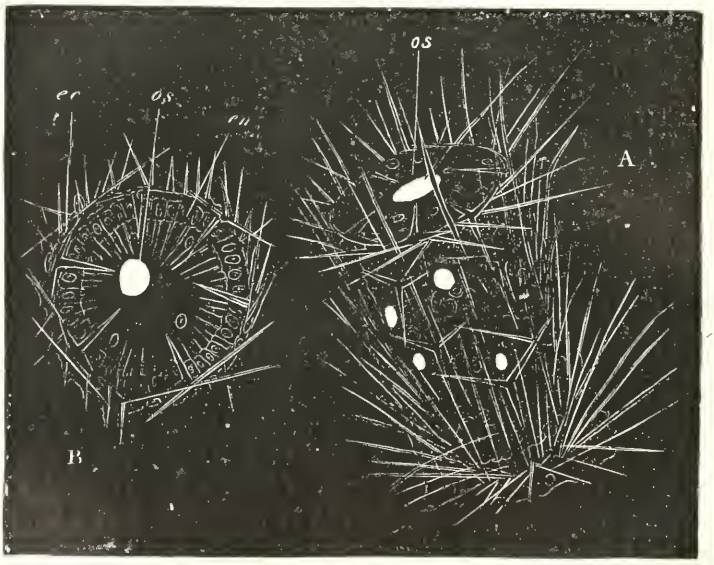


Fig. 67. — Jeune *Sycandra raphanus* peu après le développement des spicules (empruntè à F. E. Schulze) (*).

Lorsque de jeunes exemplaires de *Sycandra* se trouvent en contact peu de temps après leur fixation, ils semblent se fusionner temporairement ou d'une manière permanente. Dans ce dernier cas, des colonies se forment par leur fusion.

Parmi les autres Éponges calcaires, la larve de l'*Ascandra contorta* (Hæckel, n° 126 ; Ch. Barrois, n° 122) présente le stade typique d'amphiblastula et il en est probablement de même de l'*Ascandra Lieberkuhnii* (Keller, n° 128). Chez le *Leucandra aspersa* (Keller, n° 128 ; Metschnikoff, n° 134) la larve passe par un

(*) A, vue de profil. — B, vue par l'extrémité libre. — *os*, oscule. — *ec*, épiblaste. — *en*, hypoblaste formé de cellules ciliées. L'oscule terminal et les pores latéraux sont représentés sous forme d'espaces blancs ovales.

stade amphiblastula, mais les caractères des cellules de ses deux moitiés ne sont pas à beaucoup près aussi différents que chez le *Sycandra*.

Bien que le plus grand nombre des Éponges calcaires paraissent présenter le même mode de développement que le *Sycandra*, les recherches concordantes de O. Schmidt (n° 138) et de Metschnikoff (n° 134) ont montré néanmoins qu'il n'en est pas ainsi pour le genre *Ascetta* (*As. primordialis*, *As. clathrus*, *As. blanca*).

Les larves de ces formes ont une constitution très différente de celles du *Sycandra*. Elles sont de forme ovoïde et constituées par un seul plan de cellules columnaires ciliées; leurs deux extrémités diffèrent seulement en ce que les cellules de l'une sont plus allongées que celles de l'autre. Au pôle où elles sont le plus petites, elles subissent une métamorphose spéciale (Schmidt). L'une après l'autre, elles perdent leurs cils, deviennent granuleuses et pénètrent dans l'intérieur de la vésicule. Là elles se différencient en deux formes (Metschnikoff), l'une de cellules plus grosses et plus granuleuses et l'autre de cellules plus petites à protoplasma plus clair. Les cellules de la première forme se rencontrent surtout à l'un des pôles. Lorsque la larve est mise en liberté, les cellules situées à l'intérieur de la vésicule se multiplient et remplissent presque la cavité. Après une courte existence libre, la larve se fixe et les cellules épiblastiques perdent leurs cils et s'aplatissent. A une période plus avancée les grosses cellules granuleuses prennent une disposition rayonnante autour d'une cavité centrale et se distinguent nettement comme cellules hypoblastiques. Les cellules plus petites se placent entre l'épiblaste et l'hypoblaste et constituent le mésoblaste.

Myxosponges. — Dans ce groupe, l'*Halisarca* a fait l'objet des recherches de Carter (n° 123), de Ch. Barrois (n° 122), de Schulze (n° 141) et de Metschnikoff (n° 134). Les œufs se développent dans le mésoblaste et lorsqu'ils sont mûrs occupent des chambres spéciales tapissées par une couche de cellules épithéliales. Schulze a trouvé les spermatozoïdes de ce genre d'Éponge et a montré que les sexes peuvent être séparés bien qu'un grand nombre d'espèces d'*Halisarca* soient hermaphrodites.

La segmentation est, dans ses caractères généraux, régulière et il se forme de bonne heure une cavité de segmentation qui n'est jamais, comme chez les Calcisponges, ouverte aux pôles. Lorsque la larve quitte le parent, elle a la forme d'une vésicule ovoïde constituée par une seule couche de cellules columnaires ciliées. On peut observer de légères différences entre les deux extrémités des larves de la plupart des espèces. L'une d'elles, l'extrémité postérieure, est dirigée en arrière dans la natation.

L'histoire postérieure de la larve a été étudiée par Metschnikoff. Il a vu que la cavité de la vésicule se remplit peu à peu de cellules mésoblastiques d'un type particulier qu'il appelle cellules en rosette et qui dérivent probablement des parois de la vésicule.

Lorsque la métamorphose commence, la larve prend une forme aplatie et des cellules d'une nouvelle forme, des cellules amœboïdes

normales apparaissent au milieu des cellules en rosette ; ces nouvelles cellules dérivent également de l'épiblaste. Les larves semblent se fixer par leur extrémité postérieure. Les cils disparaissent graduellement et les cellules épiblastiques s'aplatissent pour former une sorte de cuticule. Pendant quelque temps, la larve reste ainsi formée de deux feuillets concentriques, mais peu à peu se forment des canaux (chambres ciliées?) tapissés par des cellules hypoblastiques. Ils apparaissent en forme d'espaces clos limités par des parois de cellules ciliées dérivant des cellules amœboïdes et les différentes parties du système de chambres se constituent d'une manière indépendante. Chez l'*Halisarca pontica* les chambres ciliées se forment avant la fixation de la larve. Le développement n'a pas été suivi jusqu'à la formation des pores qui mettent le système des canaux en communication avec l'extérieur.

Les jeunes Éponges à un stade un peu plus avancé ont été étudiées par Schulze et par Ch. Barrois. Elles sont formées par une couche externe de cellules aplaties non nettement ciliées comme chez l'adulte, entourant un tissu mésoblastique normal creusé de plusieurs chambres sphériques tapissées par des cellules ciliées exactement comme les chambres ciliées de l'Éponge complètement développée. Des invaginations irrégulières de l'épiblaste donnent à la jeune Éponge la structure d'un gâteau de cire. Les chambres ciliées à l'état très jeune de l'Éponge sont fermées, mais chez des exemplaires un peu plus âgés elles entrent en communication avec des canaux tapissés par l'hypoblaste et par conséquent indirectement avec le milieu extérieur.

Cératosponges. — Parmi les vraies Cératosponges, Barrois et Schulze ont jusqu'à un certain point fait connaître les embryons de deux Aplysinides, de la *Spongelia* et de l'*Euspongia*. La forme étudiée par Ch. Barrois a reçu de lui le nom de *Verongia rosea*. La segmentation est presque régulière, mais dès l'origine, les segments peuvent se diviser d'après leur constitution en deux catégories. A la fin de la segmentation, l'embryon est ovoïde et limité par une seule couche de cellules columnaires ciliées qui peuvent cependant se diviser en deux catégories correspondant à celles observées pendant la segmentation. Un certain nombre d'entre elles sont colorées en rouge et forment une masse circulaire définie à l'un des pôles tandis que les autres cellules qui constituent la majeure partie de l'embryon sont d'une couleur jaunâtre pâle. Celles du pôle rouge perdent leurs cils chez la larve libre, mais le champ qu'elles constituent est entouré par un cercle spécial de longs cils. La particularité la plus importante de l'embryon dont la connaissance est due à Schulze consiste en ce que la couche de cellules qui le limite n'entoure pas simplement, comme dans les autres embryons d'Éponges, un espace libre, mais l'intérieur de l'embryon est occupé par une masse de cellules étoilées semblables au mésoblaste normal des Éponges adultes.

Cette particularité est également caractéristique des embryons de *Spongelia* et d'*Euspongia*.

L'embryon des Gumminées (*Gummina mimosa*) a été observé par Barrois

(n° 122) et ressemble aux larves typiques des Éponges calcaires, une moitié étant formée de cellules ciliées allongées et l'autre de cellules granuleuses arrondies.

Silicisponges. — Le développement des Éponges siliceuses marines n'est que très imparfaitement connu. Les larves de différentes formes : *Reniera* (*Isodyctia*), *Esperia* (*Desmacidon*), *Raspailia*, *Halichondria*, *Tethya*, ont été décrites. Barrois a montré que l'œuf se segmente régulièrement et que dans les premiers stades il existe une cavité de segmentation. Plus tard, l'embryon paraît devenir solide. Il est constitué par une couche externe de cellules ciliées et par une masse interne de substance granuleuse dans laquelle on ne peut distinguer des cellules séparées. La matière granuleuse se projette à l'un des pôles et forme une proéminence équivalente peut-être aux cellules granuleuses du *Sycandra*. Dans certaines formes comme le *Reniera*, le bord de la proéminence non ciliée peut être entouré par une couronne de longs cils. A des stades plus avancés, la substance granuleuse peut faire saillie aux deux pôles ou même sur d'autres points. Un caractère remarquable du développement des Silicisponges est l'apparition de spicules entre les cellules ciliées et la masse centrale tandis que la larve est encore libre.

Je tiens du professeur Schulze que ces spicules se développent dans des cellules mésoblastiques tandis, que les fibres cornées de l'Éponge se développent comme des productions cuticulaires de cellules spéciales du mésoblaste (spongioblastes).

La fixation de la larve et les métamorphoses qui l'accompagnent sont décrites de manières trop différentes pour qu'il soit possible d'en donner un exposé satisfaisant. Les auteurs s'accordent en général sur ce que la fixation a lieu par l'extrémité postérieure où fait saillie la substance granuleuse.

Carter en particulier donne une description très précise avec figures de la fixation de la larve de cette manière. Il figure également l'apparition d'un oscule au pôle opposé (1).

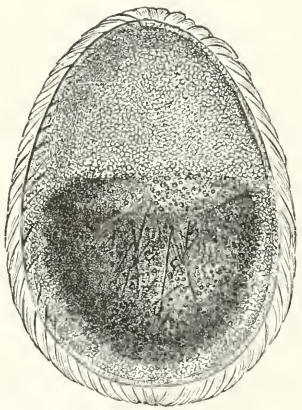


Fig. 68. — Larve de Spongille (empruntée à O. Schmidt).

Une description très complète du développement de la Spongille a été publiée en russe par Ganin qui en a également donné un extrait allemand (n° 124).

(1) Keller (n° 129) a récemment décrit le développement de l'*Halichondria* (*Chalinula*) *fertilis*. Il a observé une segmentation irrégulière suivie d'une invagination épibolique partielle, la masse interne des cellules restant libre à l'un des pôles et y formant une proéminence équivalente à la proéminence granuleuse des larves des autres Silicisponges. La larve libre ressemble à celle des autres Silicisponges en ce qu'elle possède des spicules, etc., et après s'être comprimée latéralement, elle se fixe par l'un des côtés aplatis. A l'intérieur se forme une cavité centrale dans laquelle s'ouvrent des chambres ciliées et qui postérieurement se met en communication avec l'extérieur par la formation d'un orifice qui constitue l'oscule.

L'œuf subit une segmentation régulière et prend la forme d'une morula solide ovoïde. Un épiblaste de petites cellules se différencie de bonne heure et il se forme plus tard un archentéron au milieu des cellules internes. Celles-ci se divisent ensuite en une couche hypoblastique tapissant l'archentéron et une couche mésoblastique située entre celui-ci et l'épiblaste devenu cilié (fig. 68). A l'extrémité postérieure plus étroite de l'embryon, le mésoblaste s'épaissit et remplit en grande partie la cavité de l'archentéron. Dans cette partie du mésoblaste se forment des spicules siliceux. La larve se fixe par son extrémité postérieure et en même temps s'aplatit de façon à prendre une forme discoïdale. La cavité archentérique presque complètement oblitérée donne naissance à des diverticules qui forment les chambres ciliées. Celles-ci ne sont pas en communication directe avec l'extérieur, mais s'ouvrent, si je comprends bien Ganin, dans une lacune du mésoblaste qui postérieurement acquiert un orifice extérieur, l'oscule primitif. Les autres pores et oscules se forment également comme des orifices conduisant dans la cavité mésoblastique qui communique à son tour avec les chambres ciliées.

Schulze a récemment montré que chez le *Plakina* les canaux inhalants sont tapissés par l'épiblaste tandis que les chambres ciliées et les canaux exhalants sont revêtus par l'hypoblaste. Cette disposition est probablement générale chez les Éponges.

Il semble que dans l'état actuel et peu satisfaisant de nos connaissances, les larves des Porifères puisse se diviser en deux groupes ; celles qui ont la forme d'une blastosphère ou d'une morula solide, et celles qui ont la forme amphiblastula.

Dans le premier type, le mésoblaste et l'hypoblaste sont formés ou par des cellules dérivées des cellules externes de la blastosphère ou de la masse cellulaire interne ; tandis que les cellules externes deviennent l'épiblaste. Ce type de larve qui se rencontre dans la majorité des Éponges est très semblable dans ses caractères généraux et dans son développement à beaucoup de planulas de Cœlentérés.

Le second type de larves est tout à fait spécial et quoique dans sa forme complètement développée il soit propre aux Calcisponges chez lesquelles c'est la forme ordinaire, un type larvaire du même caractère se rencontre peut-être chez d'autres Éponges comme, par exemple, chez les Gummінées et chez les Silicisponges où une moitié de l'embryon est dépourvue de cils quoique dans le cas des Silicisponges les cellules de la partie ciliée de l'embryon correspondent aux cellules granuleuses de la larve de *Sycandra*.

Les stades plus avancés du développement des larves des Porifères ne ressemblent à rien de ce que nous connaissons dans les autres groupes.

Peut-être serait-il possible de considérer les Éponges comme des descendants dégradés de quelque type d'Actinozoaire pourvu de prolongements de la cavité gastrique ramifiés tel que l'*Alcyonium*, mais il ne me semble pas que l'on ait des preuves suffisantes pour être en droit de le faire à présent

Je préférerais les considérer plutôt comme un phylum de Métazoaires indépendants.

Sous ce rapport la larve amphiblastula présente quelques points dignes d'intérêt. Cette larve conserve-t-elle les caractères d'un type ancestral des Spongiaires, et s'il en est ainsi, quelle est la signification de sa forme? Il est certes possible qu'elle n'ait aucune signification ancestrale et soit d'apparition secondaire, mais en admettant qu'il n'en est pas ainsi, il me semble que les caractères de la larve peuvent recevoir une explication plausible en la regardant comme une forme de transition entre les Protozoaires et les Métazoaires. Dans cette hypothèse on doit considérer la larve comme une colonie de Protozoaires dont une moitié se sont différenciés en formes nutritives et l'autre moitié en formes locomotrices et respiratoires. Les cellules granuleuses amœboïdes représentent les formes nutritives, et les cellules ciliées, les formes locomotrices et respiratoires. Il n'est pas impossible *à priori* que le passage des Protozoaires aux Métazoaires puisse s'être effectué par une telle différenciation.

Mais si cette hypothèse semble s'appliquer d'une manière très satisfaisante à l'état libre de la larve d'Éponge, il s'élève dans la suite du développement une difficulté qui semble au premier abord devoir la renverser. Cette difficulté est l'invagination des cellules ciliées au lieu des cellules granuleuses. Si les cellules granuleuses représentent les individus nutritifs de la colonie, ce sont elles et non les cellules ciliées qui devraient donner naissance au revêtement de la cavité de la gastrula, suivant les vues généralement acceptées sur la morphologie des Éponges. La suggestion que je serais disposé à émettre pour expliquer ce paradoxe implique une compréhension entièrement nouvelle de la nature et des fonctions des feuillets germinatifs des Éponges adultes.

Cette suggestion est la suivante : Lorsque l'ancêtre libre des Spongiaires s'est fixé, les cellules ciliées à l'aide desquelles il se mouvait auparavant ont dû devenir presque sans fonction. En même temps les cellules nutritives amœboïdes ont eu intérêt à présenter là une surface aussi développée que possible. Ces deux considérations peuvent peut-être donner une explication suffisante de l'invagination des cellules ciliées et de l'extension des cellules amœboïdes à leur surface. Bien que la respiration eût sans doute son siège principal dans les cellules ciliées, il n'est pas probable qu'elle y fût complètement localisée, mais la formation de pores et d'un oscule leur a permis de continuer à remplir cette fonction. Les cellules à collerette qui limitent les chambres ciliées ou, dans quelques cas, les canaux radiaires, sont sans aucun doute dérivées de cellules invaginées, et s'il y a quelque vérité dans l'hypothèse émise ici, les cellules à collerette de l'Éponge adulte doivent remplir un rôle surtout respiratoire et non digestif, tandis que les cellules épiblastiques qui dans la plupart des cas tapissent les canaux inhalants jusqu'aux chambres ciliées doivent servir à l'absorption du nutriment. Les recherches récentes de Metschnikoff (n° 134) sur ce sujet montrent que le nutriment est porté en abondance dans les cellules du mésoblaste qui chez le *Sycandra* semblent être dérivées des cellules granuleuses, et aussi qu'il est absorbé par les cellules du revêtement des canaux quoique non par les cellules épiblastiques superficielles. Sa description n'indique pas nettement si les cellules à collerette absorbent ou non des aliments, mais il observe qu'*elles ne le font pas chez les Silicisponges*.

Le professeur Schulze m'a fait connaître dans une lettre qu'il a observé que les cellules à collerette remplissent une fonction respiratoire, tandis que les cellules dérivées des cellules granuleuses chez le *Sycandra* sont nutritives. Carter (1), au contraire, d'après une observation sur la Spongille, s'est convaincu que les aliments sont absorbés par les cellules qui tapissent les chambres ciliées.

S'il vient à être prouvé par de nouvelles observations sur la nutrition des Éponges que la digestion a surtout son siège dans les cellules qui forment le revêtement général des canaux et les cellules mésoblastiques et non pour la plus grande partie dans les cellules ciliées, il est évident que l'épiblaste, le mésoblaste et l'hypoblaste des Éponges ne correspondront pas aux feuillets de même nom des Cœlentérés et des autres Métazoaires. L'hypoblaste invaginé sera le feuillet respiratoire ; l'épiblaste et le mésoblaste, les feuillets digestif et sensoriel, la fonction sensorielle étant probablement surtout localisée dans l'épithélium de la surface et la fonction digestive dans l'épithélium des canaux et dans le mésoblaste. Une telle différence fondamentale dans la fonction primaire des feuillets germinatifs entre les Spongiaires et les autres Métazoaires entraînerait nécessairement la création d'une division spéciale des Métazoaires pour le premier groupe.

(122) Ch. Barrois. Embryologie de quelques Éponges de la Manche (*Annales des Sc. nat. Zool.*, 6e série, III. 1876).

(123) Carter. Development of the marine Sponges (*Annals and Mag. of Nat. Hist.*, 4e série, XIV. 1874).

(124) Ganin (2). Zur Entwicklung d. *Spongilla fluviatilis* (*Zoologischer Anzeiger*, I (n° 9). 1878).

(125) Robert Grant. Observations and Experiments on the Structure and Functions of the Sponge (*Edinburgh Phil. J.*, XIII, XIV. 1825, 1826).

(126) E. Haeckel. *Die Kalkschwämme*. 1872.

(127) E. Haeckel. *Studien zur Gastræa-Theorie*. Iena, 1877.

(128) C. Keller. *Untersuchungen über Anatomie und Entwicklungsgeschichte einiger Spongien*. Basel, 1876.

(129) C. Keller. Studien üb. Organisation u. Entwick. d. Chalineen (*Zeit. f. wiss. Zool.*, XXVIII. 1879).

(130) Lieberkühn. Beitr. z. Entwick. d. Spongillen. (Müller's *Archiv*. 1856).

(131) Lieberkühn. Neue Beiträge zur Anatomie der Spongien. (Müller's *Archiv*. 1859).

(132) El. Metschnikoff. Zur Entwicklungsgeschichte der Kalkschwämme (*Zeit. f. wiss. Zool.*, XXIV. 1874).

(133) El. Metschnikoff. Beiträge zur Morphologie der Spongien (*Zeit f. wiss. Zool.*, XXVII. 1876).

(134) El. Metschnikoff. Spongiologische Studien (*Zeit. f. wiss. Zool.*, XXXII. 1879).

(135) Miklucho Maklay. Beiträge zur Kenntniss der Spongien (*Jenaische Zeitschrift*, IV. 1868).

(136) O. Schmidt. Zur Orientirung über die Entwicklung der Schwämme (*Zeit. f. wiss. Zool.*, XXV. 1875).

(137) O. Schmidt. Nochmals die Gastrula der Kalkschwämme (*Archiv für mikr. Anat.*, XII. 1876).

(138) O. Schmidt. Das Larvenstadium von *Ascetta primordialis* und *Asc. clathrus* (*Archiv für mikr. Anat.*, XIV. 1877).

(1) On the nutritive and reproductive processes of Sponges (*Ann. and Mag. of nat. history*, ser. 5, IV. 1869).

(2) Un mémoire russe du même auteur contient un exposé complet de ses observations avec des figures.

(139) F. E. Schulze. Ueber den Bau und die Entwicklung von *Sycandra raphanus* (*Zeit. f. wiss. Zool.*, XXV. 1875).

(140) F. E. Schulze. Zur Entwicklungsgeschichte von *Sycandra* (*Zeit. f. wiss. Zool.*, XXVII. 1876).

(141) F. E. Schulze. Untersuchung en üb. d. Bau, etc. Die Gattung *Halisarca* (*Zeit. f. wiss. Zool.*, XXVIII. 1877).

(142) F. E. Schulze. Untersuchungen üb. d. Bau, etc. Die Metamorphose von *Sycandra raphanus* (*Zeit. f. wiss. Zool.*, XXXI. 1878).

(143) F. E. Schulze. Untersuchungen ü. d. Bau, etc. Die Familie Aplysinidæ (*Zeit. f. wiss. Zool.*, XXX. 1878).

(144) F. E. Schulze. Untersuchungen ü. d. Bau, etc. Die Gattung *Spongelia* (*Zeit. f. wiss. Zool.*, XXXII. 1878).

CHAPITRE VI

CŒLENTÉRÉS (1)

Hydroïdes. — Le mode de développement le plus typique des Hydroïdes est celui dans lequel la segmentation conduit directement à la formation d'une larve ciliée à deux feuillets désignée depuis les observations de Dalyell sous le nom de *planula*. La planula est caractéristique de presque toutes les Hydroméduses à hydrosome fixé y compris les Hydrocoralliaires (Stylastérides et Millépores) ; les exceptions les plus importantes étant présentées par les *Tubularia* et un ou deux autres genres et par l'Hydre d'eau douce.

Chez un Sertularien typique, la segmentation est à peu près régulière (2) et aboutit, d'après les descriptions ordinaires, à la formation d'une masse cellulaire pleine sphérique. Puis un phénomène de délamination se produit, d'où résulte la formation d'une couche superficielle de cellules cubiques ou pyramidales entourant une masse centrale pleine de cellules plus ou moins irrégulièrement disposées.

L'embryon, dans les cas où il est encore contenu dans le sporosac, commence alors à montrer de légers changements de forme et une de ses extrémités à s'allonger. Bientôt il devient libre et prend rapidement une forme cylindrique allongée, tandis que sa surface acquiert un revêtement de cils à l'aide desquels il se meut lentement. Une cavité centrale apparaît à l'intérieur et les cellules internes s'agencent en un hypoblaste défini. La larve est maintenant une planula et consiste en un sac clos à double paroi. Elle continue pendant quel-

(1) I. HYDROZOAIRES.

1. Hydroméduses. { *Hydroïdes.* / *Trachyméduses.*
2. Siphonophores. { *Calycophorides.* / *Physophorides.*
3. Acraspèdes.

II. ACTINOZOAIRES.

1. Alcyonaires (Octocoralliaires).
2. Zoanthaires (Hexacoralliaires).

III. CTÉNOPHORES.

(2) Pour la description détaillée du développement d'une espèce isolée, le lecteur est renvoyé à la description que donne Allman, pour le *Laomedia flexuosa* (N° 149, p. 85 et suivantes).

ques jours à se mouvoir, puis finit par perdre ses cils et se dilate à une extrémité par laquelle elle se fixe. La base de fixation s'élargit peu à peu de façon à former un disque qui s'étend et est souvent divisé par des fentes en lobes rayonnants. L'extrémité libre se renfle pour former ce qui sera le calice.

Sur toute la surface extérieure est alors sécrétée une pellicule délicate, le futur périsarc. Une rangée de tentacules fait son apparition autour du bord du renflement antérieur. Ces tentacules, chez les embryons des Tubulariés, sont situés un peu en arrière du sommet du corps. Au bout d'un certain temps, le périsarc qui jusque-là a été continu, se rompt dans la région du calice et les tentacules deviennent entièrement libres. Vers la même période, la bouche fait son apparition au sommet oral.

Le développement de l'*Eucope polystila* (fig. 69), espèce de Campanu-

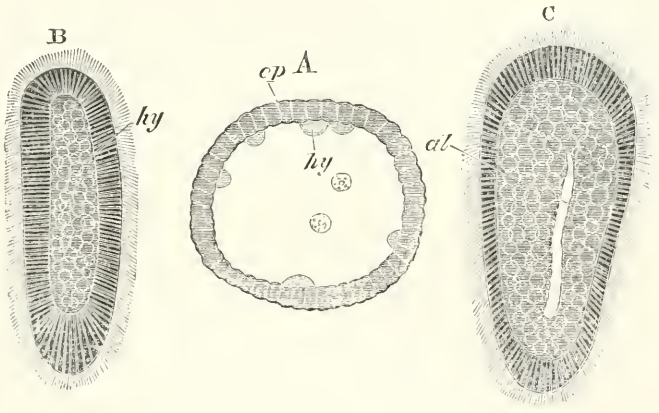


Fig. 69. — Trois stades larvaires de l'*Eucope polystila* (d'après Kowalevsky) (*).

laride, s'écarte, suivant Kowalevsky (n° 158), sur des points assez important, du type ordinaire. Le développement tout entier a lieu après que l'œuf est pondu. La segmentation amène la formation d'une blastosphère à une seule couche de cellules avec une grande cavité centrale (fig. 69, A). Cette cavité, à peu près comme chez l'*Ascetta*, se remplit de matériaux non nettement (?) cellulaires qui dérivent des parois de la blastosphère et que l'on doit considérer comme l'hypoblaste (fig. 69, B). La larve s'allonge et devient ciliée et l'épiblaste s'épaissit à ses deux extrémités et, d'après Kowalevsky, se divise en deux couches. La cavité digestive apparaît comme une fente au

(*) A, stade blastosphère avec sphères hypoblastiques se détachant et tombant dans la cavité centrale. — B, stade planula avec hypoblaste solide. — C, stade planula avec cavité gastrique. — *ep*. épiblaste. — *hy*, hypoblaste. — *al*, cavité gastrique.

milieu de l'hypoblaste (fig. 69, C). Les cils au bout d'un certain temps disparaissent et la larve se fixe par une extrémité. Elle s'aplatit en une forme discoïdale, se divise en quatre lobes et se recouvre d'une cuticule (périsarc). Du disque ainsi formé naît le pédoncule qui se dilate à son extrémité libre pour former le calice.

Dans les deux groupes (Tubulaires et Hydres) qui font exception en ce qu'ils ne possèdent pas le stade de planula ciliée, l'absence de ce stade peut être rapportée à une abréviation du développement, et en réalité l'embryon passe par un état immobile à deux feuillets que l'on peut regarder comme représentant le stade planula.

Le développement du *Tubularia*, qui a été décrit en détail par Ciamician, a lieu dans l'intérieur du gonophore (1). La segmentation est irrégulière et aboutit à la formation d'une gastrula épibolique, l'hypoblaste étant constitué par quatre grosses cellules centrales (2). Puis la larve s'allonge et émet latéralement deux prolongements qui constituent la première paire de tentacules. A ce stade elle ressemble de très près aux larves de certaines Méduses. De nouveaux tentacules se forment bientôt et une cavité centrale apparaît dans l'hypoblaste dont les cellules sont devenues plus nombreuses (fig. 70). Les tentacules se dirigent vers la région aborale qui est beaucoup plus saillante que la région orale ; ils contiennent un axe hypoblastique. L'extrémité aborale continue à s'accroître et les tentacules prennent peu à peu une direction horizontale. Alors apparaît une constriction qui divise la larve en une portion aborale qui formera le pédoncule et une portion orale. Au sommet de celle-ci se développe une rangée de tentacules courts, les futurs tentacules oraux. La larve présente à ce stade la forme désignée sous le nom d'*Actinula*. C'est dans cette condition qu'elle sort du gonophore pour se fixer bientôt après par l'extrémité aborale et se développer en une colonie.

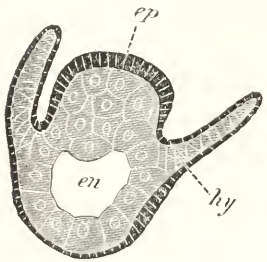


Fig. 70. — Coupe longitudinale d'une larve de *Tubularia mesembryanthemum* encore dans le gonophore. L'extrémité orale est située en bas (*).

Le développement du *Myriothela* (Allman, n° 150) suit le type des Tubulaires. L'œuf entouré par une mince capsule est mis en liberté par la rupture du gonophore puis saisi par les « claspers » caractéristiques de ce genre. Dans les « claspers » il est fécondé et subit le reste de son développement. Après la segmentation, il se forme une cavité gastrique et des tentacules provisoires apparaissent comme une série d'involutions coniques qui plus tard s'évaginent. Les tentacules permanents se développent en forme de papilles coni-

(1) Ciamician, Ueb. d. fein. Bau. ü. d. Entwick. v. *Tubularia mesembranthemum*. (*Zeit. f. wiss. Zool.* xxxii, 1879).

(2) En étudiant la segmentation par la méthode des coupes, il m'a été impossible de reconnaître une gastrula épibolique ou une irrégularité telle que celle décrite par Ciamician. Le professeur Kleinenberg me fait connaître qu'il n'a pas été plus heureux.

(*) *ep*. épiblaste. — *hy*, hypoblaste du tentacule. — *en*, cavité entérique.

ques sur une protubérance orale tronquée. Après être devenue libre, la larve mène pendant quelques jours une existence indépendante puis se fixe et perd ses tentacules provisoires.

Bien que l'Hydre soit le type le plus simple des Hydrozoaires, son développement qui a été complètement étudié par Kleinenberg (n° 161) est sous certains rapports un peu exceptionnel. La segmentation est régulière, mais il ne se forme pas de cavité de segmentation. La couche de cellules périphériques se transforme peu à peu en une membrane chitineuse qui est peut-être homologue au périsarc des formes marines. Entre cette membrane et le germe, apparaît une seconde pellicule. Ces phénomènes s'accomplissent en quatre jours environ qui sont suivis d'une période de repos relatif durant de six à huit semaines pendant lesquelles le développement s'achève. Les cellules du germe se fusionnent d'abord ensemble. Dans l'intérieur du protoplasma apparaît un espace clair, excentrique, qui s'étend peu à peu et forme le rudiment de la cavité gastrique. La coque externe devient en même temps moins solide et finit par se rompre et être rejetée par l'expansion de l'embryon qu'elle enveloppe.

La couche la plus externe du protoplasma devient claire et transparente relativement à la couche interne. Telle est la première indication de la division de la paroi de la cavité archentérique en deux couches ou feuillets. Ces couches qui forment l'épiblaste et l'hypoblaste se constituent définitivement par l'apparition dans la couche externe claire de cellules à prolongements contractiles (1) entre lesquelles les cellules épiblastiques interstitielles se montrent plus tard.

L'embryon formant encore un sac clos à double paroi s'allonge, et à l'un des pôles sa paroi devient extrêmement mince puis se perce d'un orifice qui forme la bouche. En même temps que la bouche les tentacules apparaissent comme des diverticules creux, selon Mereschkowsky, deux tentacules se forment d'abord, puis les autres par paires, l'hyboblaste jusque là à l'état de syncytium uniforme se divise en cellules distinctes. La pellicule interne mince qui persiste après la rupture de la membrane externe est en même temps résorbée. Avec ces transformations l'embryon revêt les caractères de l'adulte.

Trachyméduses. — Parmi les Trachyméduses qui, comme il a maintenant été établi d'une manière satisfaisante, se développent directement sans alternance de générations, l'embryologie a été étudiée chez des espèces appartenant tant aux Géryonides qu'aux Æginides.

Dans tous les types observés jusqu'ici, l'hypoblaste se forme par délamination et il existe un stade planula plus ou moins distinct.

Le développement de la *Geryonia* (*Carmarina*) *hastata* a été observé par Fol (n° 155) et par Metschnikoff (n° 163) (2). L'œuf pondu est enveloppé par une membrane vitelline délicate et par une enveloppe muqueuse. Son protoplasma est formé d'une couche externe granuleuse et dense

(1) Ce sont les cellules appelées cellules neuro-musculaires. Leur nature est discutée dans la seconde partie de cet ouvrage.

(2) Dans la description qui suit je me rapporte à Fol qui diffère sur certains points secondaires de Metschnikoff.

et d'une masse centrale de structure plus spongieuse. La segmentation est complète et régulière, et jusqu'au moment où il existe trente-deux segments, les deux parties constituantes de l'œuf se retrouvent dans chacun d'eux. Une cavité de segmentation apparaît au stade qui présente seize segments et augmente un peu de dimensions au stade trente-deux. C'est à ce stade que commence le processus de la délamination.

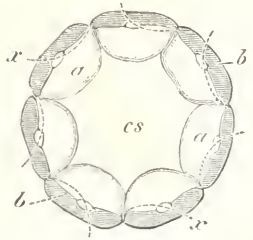


Fig. 71. — Figure diagrammatique de la délamination de l'œuf de *Ceryonia* (empruntée à Fol) (*).

Chacun des trente-deux segments, comme le montre le diagramme (fig. 71), se divise en deux parties inégales. La plus petite est formée presque entièrement de substance granuleuse ; la plus grosse renferme des portions des deux sortes de protoplasma. Les trente-deux grosses cellules prennent seules part à la division suivante, et dans chacune le plan de division passe entre le protoplasma granuleux et le protoplasma transparent. Les soixante-quatre masses lenticulaires de protoplasma granuleux ainsi formées constituent une vésicule épiblastique fermée dans l'intérieur de laquelle les trente-deux masses de protoplasma transparent constituent une vésicule hypoblastique. La figure 72 montre un embryon à ce stade en coupe optique.

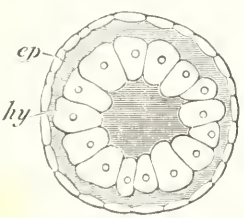


Fig. 72. — Embryon de *Ceryonia* après la délamination (d'après Fol) (**).

La vésicule épiblastique s'accroît ensuite rapidement tandis que la vésicule hypoblastique reste à peu près passive et prend une forme lenticulaire. La paroi est en un point en contact immédiat avec l'épiblaste ; partout ailleurs les deux vésicules sont séparées par une large cavité qui se remplit de tissu gélatineux. A cette période des cils apparaissent à la surface et la larve devient une planula.

Les transformations suivantes conduisent rapidement à la formation d'une Méduse typique. Dans la région où l'épiblaste et l'hypoblaste sont en contact, le premier feuillet s'épaissit et constitue un organe en forme de disque. Le centre de celui-ci devient un peu saillant, s'unit à l'hypoblaste et se perfore pour former la bouche (fig. 73, *o*). Le bord du disque s'épaissit en un bourrelet, rudiment du voile (*v*), qui est entièrement formé par l'épiblaste. A son bord apparaissent six tentacules (*t*) dans lesquels se continuent des prolongements solides de la paroi de la chambre gastrique qui a maintenant pris une forme à peu près hexagonale

(*) *cs*, cavité de segmentation. — *a*, endoplasma. — *b*, ectoplasma. Les lignes pointillées indiquent le trajet des plans de division suivants.

(**) *ep*, épiblaste. — *hy*, hypoblaste.

Les axes hypoblastiques des tentacules perdent bientôt leur connexion avec la paroi gastrique.

Jusqu'à ce moment, la larve a gardé une forme plus ou moins sphérique et la cavité de la face inférieure de l'ombrelle ne s'est pas encore développée. Pour la constituer le disque dans son ensemble prend la forme d'une voûte à concavité dirigée en bas. Le revêtement de la cavité ainsi formée dérive de l'épiblaste du disque.

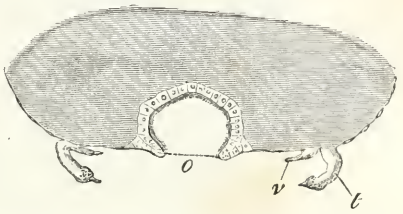


Fig. 73. — Coupe optique du pôle oral du *Geryonia* après l'apparition du tissu gélatineux du disque (d'après Fol) (*).

Le mode exact de formation des canaux gastro-vasculaires n'a pas encore été établi. Il a cependant été déterminé par les recherches des frères Hertwig (n° 146) et de Claus (n° 153) que les canaux radiaires et circulaire de ce système sont unis ensemble chez les Méduses adultes par une lamelle hypoblastique de sorte que ces canaux sembleraient être les restes d'une cavité gastrique, primitivement continue. Ce mode de formation est établi dans le cas des bourgeons médusiformes, et il semblerait par conséquent que l'on soit en droit d'en conclure, comme le font remarquer les Hertwig, qu'il se rencontre chez la larve; conclusion qui est confirmée par l'extension primitive de la cavité gastrique jusqu'au bord du disque au moment où ses parois donnent naissance aux axes solides des tentacules. Il est probable que les canaux gastro-vasculaires apparaissent pendant que la cavité gastrique se retire du bord du disque, bien que Fol n'ait pas pu suivre les transformations qui amènent leur formation.

Lorsque ces transformations sont achevées, la larve est devenue une Méduse complètement formée, mais elle subit encore une métamorphose non sans importance avant d'atteindre l'état adulte.

Deux espèces d'Æginides, la *Polyxenia leucostyla* (*Ægineta flavescens*) et l'*Æginopsis mediterranea*, ont été étudiées par Metschnikoff (n° 163). Dans ces deux formes, la segmentation aboutit à la formation d'une planula allongée à deux feuillets, mais sans cavité centrale. Les deux extrémités s'allongent en deux longs appendices, les rudiments d'une paire de bras dirigés d'abord vers l'extrémité aborale qui contiennent un axe hypoblastique solide (fig. 74). A ce stade la larve ressemble beaucoup à celle du *Tubularia*. Une cavité digestive se creuse au centre de l'hypoblaste et s'ouvre bientôt par un large orifice oral (*m*). Il se forme une seconde paire de bras qui sont d'abord beaucoup plus courts que les premiers, leur formation détermine la symétrie radiaire. En même temps se développent des organes des sens et l'embryon

(*) *o*, bouche. — *v*, voile. — *t*, tentacule. Les parties ombrées représentent le tissu gélatineux.

tout entier prend les caractères d'une Méduse. De nouveaux tentacules apparaissent, le voile et la cavité de l'ombrelle se forment, mais

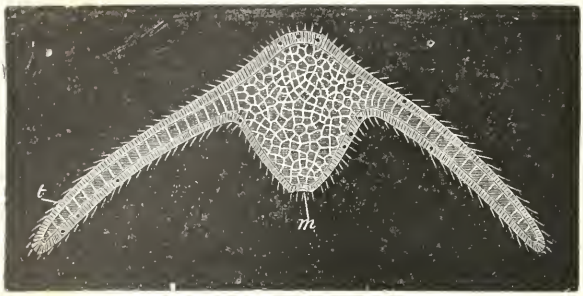


Fig. 74. — Larve de trois jours de l'*Eginopsis* avec deux tentacules (d'après Metschnikoff) (*).

ces phénomènes ne présentent aucun point digne d'une attention spéciale.

Siphonophores. — Le développement des Siphonophores a fait l'objet d'observations d'Hæckel (n° 158) et de Metschnikoff (n° 163).

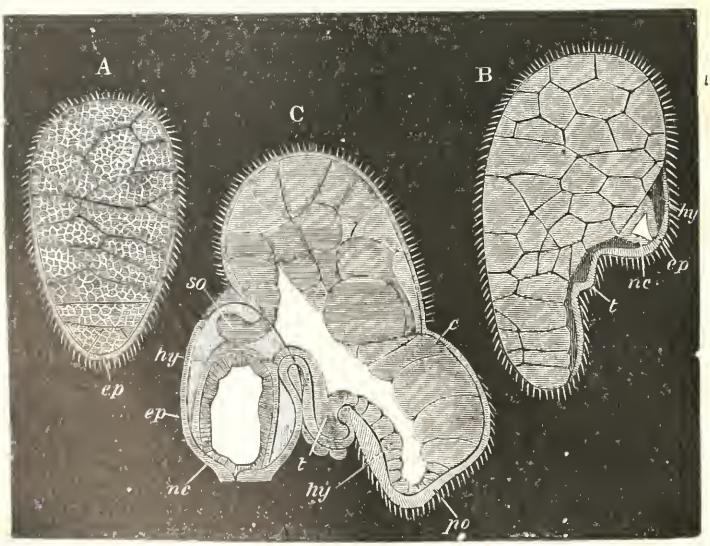


Fig. 75. — Trois stades larvaires de l'*Epibulia aurantiaca* (d'après Metschnikoff) (**).

Les œufs sont gros et d'ordinaire (excepté chez l'*Hippopodius*) dépourvus de membrane.

(*) *m*, bouche. — *t*, tentacule.

(**) A, stade planula. — Larve de six jours avec nectocalyce (*nc*) et tentacule (*t*). — C, larve un peu plus âgée avec cavité gastrique. — *ep*, épiblaste. — *hy*, hypoblaste. — *so*, somatocyste. — *nc*, nectocalyce. — *t*, tentacule. — *c*, grosses cellules vitellines. — *po*, polypite.

Ils sont constitués par une couche périphérique de protoplasma plus dense et une masse centrale spongieuse. Ils subissent d'ordinaire tout leur développement après être pondus. Dans certains cas on a pu les faire développer avec succès par la fécondation artificielle.

Comme exemple de Calycophoride, je prendrai l'*Epibulia aurantiaca*, forme alliée aux Diphyes dont le développement a été étudié par Metschnikoff (1).

La segmentation est régulière sans formation d'une cavité de segmentation, elle se termine par la formation d'un embryon cilié sphérique. Il s'allonge bientôt et ses cellules se différencient en une couche centrale et une couche périphérique, l'hypoblaste et l'épiblaste (fig. 75, A). A ce stade, la larve a la forme typique de planula. L'épiblaste est particulièrement épaissi à un pôle que l'on peut appeler pôle oral et sur le côté de ce pôle qui deviendra le côté ventral. Adjacente à cette partie épaissie de l'épiblaste, se différencie une couche mince d'hypoblaste qui, par opposition à la masse principale des grosses cellules nutritives, constitue le véritable épithélium hypoblastique (fig. 75 B, *hy*). Sur cet épaississement apparaissent deux saillies (fig. 75 B). Celle située dans la région orale est le rudiment d'un tentacule (*t*), celle située dans la région aborale, d'un nectocalyce (*nc*).

Le premier s'allonge dans les stades suivants en un prolongement formé à la fois d'épiblaste et d'hypoblaste. La partie centrale du nectocalyce, d'un autre côté, semble dériver d'un épaississement de l'épiblaste dans lequel se creuse plus tard la cavité de la cloche. Entre cette partie et l'épiblaste externe qui forme la couche la plus extérieure du nectocalyce est interposée une couche hypoblastique. Lorsque la formation du nectocalyce a atteint un certain point, une cavité, le commencement de la cavité gastro-vasculaire primitive de l'adulte apparaît dans l'hypoblaste général entre les couches épithéliale et nutritive, dans le voisinage immédiat de son point d'attache. Cette cavité se prolonge dans le nectocalyce pour former les quatre canaux gastro-vasculaires, tandis que l'hypoblaste à l'extrémité supérieure du nectocalyce forme le somatocyste (fig. 75 C, *so*). La cavité entérique primitive une fois formée s'étend rapidement, surtout dans la direction orale (fig. 75 C), et constitue une large cavité dans la région orale de l'embryon. Au pôle correspondant (fig. 75, *po*) se forme enfin l'orifice buccal et la cavité de cette région devient la cavité gastrique proprement dite. Cette région de l'embryon peut être appelée le polypite. Le nectocalyce s'accroît avec rapidité et constitue bientôt de beaucoup la partie la plus volumineuse de la larve (fig. 76). La région gastrique vraie ou polypite (fig. 76, *po*) continue également à

(1) Pour l'exposé du développement des Siphonophores, j'emploierai la terminologie d'Huxley.

s'accroître et une bouche se forme à son extrémité. L'extrémité aborale du corps embryonnaire primitif s'atrophie peu à peu.

Au point d'union du nectocalyce et du polypite, le cœnosarc se forme et des rudiments d'un second nectocalyce et d'un second polypite sont bientôt visibles, tandis qu'un hydrophyllium apparaît sous forme d'un bourgeon qui recouvre le premier polypite et le tentacule (*hph*). Avec le développement de l'hydrophyllium, le premier segment du Siphonophore, si l'on peut s'exprimer ainsi, est complété. Le second segment dont un rudiment existe déjà dans le second polypite est intercalé entre le premier segment et les nectocalyces.

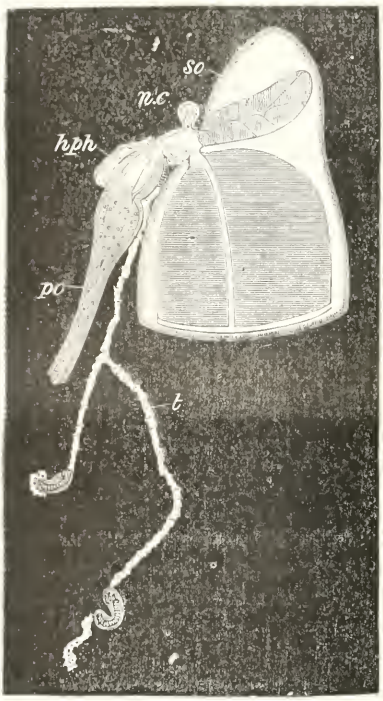


Fig. 76. — Larve avancée d'*Epibulia aurantiaca* avec un grand nectocalyce (d'après Metschnikoff) (*).

Dans le groupe des Physophorides, le développement varie dans une étendue considérable, bien que les variations ne portent pas pour la plupart sur des points très importants. Le type le plus simple observé jusqu'ici est celui du *Stephanomia* (*Halistemma*) *pictum*. La segmentation et la formation d'une planula à deux feuillets (fig. 77) ont lieu de la manière ordinaire. Entre la masse centrale solide des cellules hypoblastiques nutritives et l'épiblaste, vient s'interposer une couche épithéliale hypoblastique qui s'épaissit particulièrement au pôle aboral. Puis au même pôle se forme une involution solide de l'épiblaste sur laquelle vient s'appliquer une couche d'hypoblaste. L'organe ainsi constitué est le premier rudiment du pneumatocyste (*ep*). Au stade suivant, la cavité à air du pneumatocyste se creuse dans l'épiblaste.

La cavité gastro-vasculaire apparaît au milieu des cellules hypoblastiques nutritives qui sont ensuite rapidement résorbées laissant la cavité gastro-vasculaire entièrement limitée par la couche épithéliale d'hypoblaste (fig. 77 B).

(*) *so*, somatocyste. — *nc*, deuxième nectocalyce incomplètement développé. — *hph*, hydrophyllium. — *po*, polypite. — *t*, tentacule.

Par ces transformations les organes les plus importants de la larve sont constitués. Une extrémité forme le pneumatophore, l'autre la

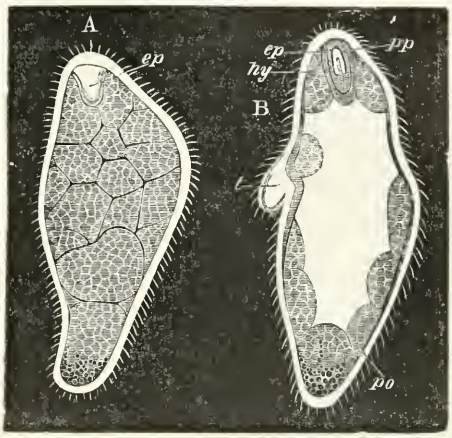


Fig. 77. — Deux stades du développement du *Stephanomia pictum* (d'après Metschnikoff) (*)

région orale, le polypite. Entre les deux se montre déjà le rudiment d'un tentacule et un second tentacule va bientôt se former. La bouche apparaît comme une perforation de l'extrémité orale de la larve.

Le pneumatophore contient un prolongement de la cavité gastro-vasculaire dont le fluide baigne la couche hypoblastique externe du pneumatocyste. Elle ne présente cependant aucune communication avec la cavité du pneumatocyste qu'elle entoure. Dans les derniers stades du développement la dimension du pneumatophore est considérablement réduite relativement à celle des autres parties de la larve.

Le développement du *Physophora* ne diffère de celui du *Stephanomia* que sur un point important, le développement d'un hydrophyllium provisoire. Celui-ci apparaît sous la forme d'une protubérance du pôle aboral contenant un prolongement de la cavité gastro-vasculaire. Entre l'épiblaste et l'hypoblaste de la protubérance se dépose du tissu gélatineux et l'hydrophyllium prend ainsi l'aspect d'un organe en forme de large ombrelle enveloppant le polypite. Les deux réunis ressemblent de très près à une Méduse ordinaire, le polypite formant le manubrium, et l'hydrophyllium l'ombrelle. L'hydrophyllium finit par être rejeté.

Un type important de développement des Physophorides est celui du *Crystalloides*, genre très voisin de l'*Agalma*. Dans ce type, la plus grande partie de l'œuf au lieu de donner directement naissance au polypite devient une

(*) A, stade postérieur à la délamination. — *ep*, invagination épiblastique pour former le pneumatocyste. — B, stade plus avancé, après la formation de la cavité gastrique dans l'hypoblaste solide. — *po*, polypite. — *t*, tentacule. — *pp*, pneumatophore. — *ep*, invagination épiblastique pour former le pneumatocyste. — *hy*, hypoblaste entourant le pneumatocyste.

sorte de sac vitellin dont le polypite est un bourgeon secondaire (fig. 78, *yk*). L'*Agalma Sarsii* est sous ce rapport intermédiaire entre le *Crystalloides* et le *Physophora*. L'un et l'autre de ces types sont remarquables par le développement d'hydrophylliums provisoires (fig. 78, *h.ph*), Dans les deux genres le premier se développe comme chez le *Physophora* et fonctionne seul pendant une longue période.

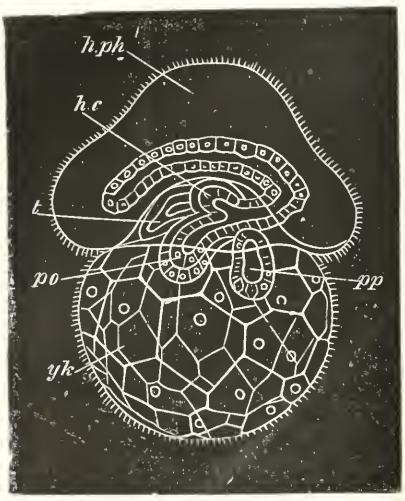


Fig. 78. — Larve de *Crystalloides* (d'après Hæckel) (*).

Les conclusions à tirer de la description qui précède peuvent se résumer de la manière suivante. Dans tous les Siphonophores jusqu'ici observés, le développement a son point de départ dans une planula ciliée à deux feuillets typiques. Le feuillet interne ou hypoblaste est principalement formé de grosses cellules nutritives. De ces cellules se différencie secondairement une couche épithéliale hypoblastique dont les relations exactes diffèrent un peu dans les divers types. Les cellules nutritives elles-mêmes ne semblent pas se transformer pour constituer les tissus hypoblastiques permanents de l'adulte. Le développement de l'adulte commence par l'épaississement de la couche épiblastique d'ordinaire à un pôle (le futur pôle proximal ou aboral), et la formation à ce pôle d'une série de sortes de bourgeons à la constitution desquels prennent part les deux feuillets de l'embryon et qui deviennent les hydrophylliums, les nectocalyces, etc. La plus grande partie de la région orale de la planula forme d'ordinaire le polypite, bien que dans quelques cas (*Crystalloides*) elle persiste à l'état de sac vitellin et ne donne que secondairement naissance à un polypite.

Deux opinions très différentes ont été émises sur la nature des diverses parties constituantes des Siphonophores, et les partisans des deux théories ont fait appel aux données de l'embryologie pour confirmer leurs vues. Pour Huxley et Metschnikoff, les différentes parties : nectocalyces, hydrophylliums, hydrocystes, polypites, gonophores générateurs, etc., sont de simples organes ; tandis que Leuckart, Hæckel, Claus, etc., les considèrent comme autant d'individus distincts formant

(*) *h.ph*, hydrophyllium. — *h*, hydrocyste. — *t*, tentacule. — *pp*, pneumatophore. — *po*, polypite. — *yk*, sac vitellin.

une colonie composée. La différence entre ces deux opinions ne repose pas seulement sur la définition de l'individu (1). La question est en réalité celle-ci : ces parties sont-elles dérivées originairement de la modification de zooïdes complets tels que les gonophores et les trophosomes des Hydrozoaires fixés, ou bien sont-ce des organes dérivés de la modification des tentacules ou d'autres parties d'un zooïde unique ?

La difficulté d'élucider ce point d'après les données de l'embryologie dépend de ce que dans l'ontologie un tentacule et un véritable bourgeon naissent de la même manière, sous forme de saillies papilliformes renfermant un prolongement des deux feuillets germinatifs primaires. La balance des faits me semble néanmoins devoir plutôt nous porter à considérer les Siphonophores comme des colonies, et les vues de Claus à ce sujet (*Zoologie*, trad. franç., p. 203) me paraissent les plus satisfaisantes.

La condition la plus primitive est probablement celle où, comme chez le *Physophora*, il existe de bonne heure un hydrophyllium entourant un polypite (cf. Hæckel et Metschnikoff). Dans cette condition, la larve tout entière peut être comparée à une Méduse unique dans laquelle l'hydrophyllium primitif représente l'ombrelle de la Méduse et le polypite le manubrium. Le tentacule qui apparaît de si bonne heure ne doit probablement pas être regardé comme un zooïde modifié, mais comme un véritable tentacule. L'absence d'une couronne de tentacules est en corrélation avec la symétrie bilatérale des Siphonophores.

Le zooïde primitif d'une colonie de Siphonophores est ainsi une Méduse. Comme le *Sarsia* ou le *Willsia*, cette Méduse doit être considérée comme ayant eu la faculté de produire des bourgeons. Les nectocalyces ordinaires par leur ressemblance avec les ombrelles des véritables Méduses sont évidemment de ces bourgeons du type médusiforme. On peut en dire autant du pneumatophore qui, comme l'a fait remarquer Metschnikoff, est identique dans son développement avec un nectocalyce. L'un et l'autre sont constitués par une protubérance solide de l'épiblaste dans laquelle se creuse une cavité, la cavité du nectocalyce ou du pneumatocyste. Autour de cette cavité apparaît une double couche d'hypoblaste contenant un prolongement de la cavité gastro-vasculaire, et celui-ci est à son tour enveloppé par une couche d'épiblaste qui forme le revêtement de la surface convexe du nectocalyce ou l'épiblaste externe du pneumatophore.

Les gonophores générateurs sont évidemment aussi des zooïdes et les hydrophylliums sont probablement une forme rudimentaire d'ombrelle. Dans un grand nombre de cas (*Epibulia*, *Stephanomia*, *Halistemma*, etc.), l'hydrophyllium du polypite primitif (manubrium) fait défaut. Alors il est nécessaire de supposer que l'ombrelle du zooïde primitif de toute la colonie a avorté.

(1) D'après les expressions employées par Huxley (*Anatomy of Invertebrate Animals*, p. 149), il me semble possible que son opposition à l'opinion de Leuckart ait surtout trait à la nature de l'individu.

Leuckart a originellement adopté une vue un peu différente en ce qu'il regardait le point de départ des Siphonophores comme étant une colonie fixée d'Hydrozoaires qui se serait plus tard détachée et serait devenue libre.

Acraspèdes (1). — Le développement embryonnaire de plusieurs formes d'Acraspèdes a été étudié par Kowalevsky (n° 147) et Claus (n° 153). Leurs observations semblent montrer qu'une gastrula par invagination est caractéristique de ce groupe.

Parmi les formes à générations alternantes et à forme larvaire fixée, le *Chrysaora* et le *Cassiopea* ont été très complètement étudiées. L'œuf du premier subit les premières phases du développement pendant qu'il est encore dans l'ovaire; dans le dernier il est retenu dans les appendices buccaux. Une segmentation complète et plus ou moins régulière aboutit à la formation d'une blastula à une seule couche de cellules avec une petite cavité de segmentation. Puis la paroi de la blastosphère s'invagine, donnant naissance à un archentéron (fig. 79 A).

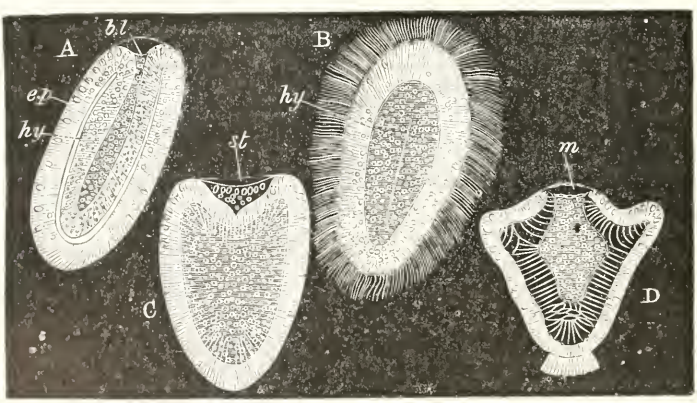


Fig. 79. — Quatre stades du développement du *Chrysaora* (d'après Claus) (*).

Le blastopore se ferme bientôt et l'archentéron se transforme en un sac clos complètement isolé de l'épiblaste (fig. 79 B). La surface de la larve se couvre en même temps de cils. Le stade larvaire libre ainsi atteint est semblable à la planula ordinaire des Hydrozoaires. Après la fermeture du blastopore, la larve s'allonge et une extrémité se rétrécit. La larve se fixe bientôt par cette extrémité rétrécie, et au pôle opposé et plus large apparaît une nouvelle involution de l'épiblaste (fig. 79 C) qui constitue le stomodæum. Celui-ci entre en communica-

(1) Je désigne sous ce nom le groupe souvent appelé Discophores qui renferme les Pélagides, les Rhizostomides et les Lucernarides.

(*) A, stade gastrula. — B, stade postérieur à la fermeture du blastopore. — C, larve fixée au moment de l'apparition du stomodæum. — D, larve fixée avec bouche et tentacules naissants. — *ep*, épiblaste. — *hy*, hypoblaste. — *st*, stomodæum. — *m*, bouche. — *bl*, blastopore.

tion avec l'archentéron par la résorption de la cloison qui les sépare La relation du stomodæum avec le blastopore originel n'a pas été déterminée.

Au point de fixation se développe un disque pédieux particulier, et autour de la bouche apparaît un repli de l'épiblaste qui donne naissance à un disque oral (fig. 79 D). Deux tentacules font d'abord leur apparition, mais l'un est au commencement de beaucoup plus grand que l'autre, bien que celui-ci finisse par le dépasser. Puis une seconde paire de tentacules se forme, donnant à la larve une symétrie quadriradiée. Quatre nouveaux tentacules se développent entre les quatre premiers, et dans les plans intermédiaires quatre épaississements de l'hypoblaste en forme de bourrelets apparaissent faisant saillie dans la cavité stomacale. Ils la divisent incomplètement en quatre chambres à chacune desquelles correspond un des tentacules primaires : on doit les considérer comme homologues aux mésentères des Actinozoaires. Le nombre des tentacules va s'accroissant un peu irrégulièrement, jusqu'à seize. Tous les tentacules renferment un axe hypoblastique solide. Les éléments musculaires se développent aux dépens de l'épiblaste.

Ces transformations amènent la constitution de la forme appelée *Hydra-tuba* ou *Scyphistome* (fig. 85). La strobilisation particulière de cette forme est traitée dans la partie du chapitre consacrée à la métamorphose.

L'*Aurelia*, d'après Kowalevsky, se développe de la même manière que la *Cassiopea*, et le seul stade du Rhizostome observé est celui dans lequel il a la forme d'une gastrula (probablement invaginée).

Chez la *Pelagia*, l'œuf donne directement naissance à une forme semblable à celle du parent. La segmentation et l'invagination ont lieu à peu près comme chez la *Cassiopea*, mais la cavité archentérique est relativement beaucoup plus petite et l'espace spacieux qui la sépare de l'épiblaste se remplit du tissu gélatineux qui forme l'ombrelle. Le blastopore semble ne pas se fermer, mais se transformer directement en la bouche. Comme chez la *Cassiopea*, la larve prend la forme d'une pyramide à quatre faces, la bouche étant située à la base. Puis la pyramide s'aplatit, et aux quatre angles apparaissent quatre tentacules qui, en se divisant, en forment huit. L'aplatissement continue jusqu'à ce que la larve ait pris une forme difficile à distinguer de l'Ephyra qui résulte de la strobilisation du Scyphistome fixé des autres Acraspèdes.

Alcyonaires. — Chez les Alcyonaires, la segmentation paraît toujours aboutir à la formation d'une morula solide qui se transforme en planula par délamination. La cavité entérique véritable se forme par résorption des cellules centrales, mais la portion axiale de la cavité gastrique et la bouche sont formées par invagination de l'épiblaste (1).

(1) La *Monoxenia Darwinii*, espèce d'Alcyonaire simple de la mer Rouge, fait exception à cette règle. La segmentation aboutit à la formation d'une morula (fig. 80 E)

Le développement des animaux de ce groupe a été surtout étudié par Kowalevsky (n° 147); les résultats auxquels il est arrivé ne me sont connus que d'après des extraits allemands des mémoires russes originaux.

Chez l'*Alcyonium palmatum*, la fécondation est extérieure. La segmentation

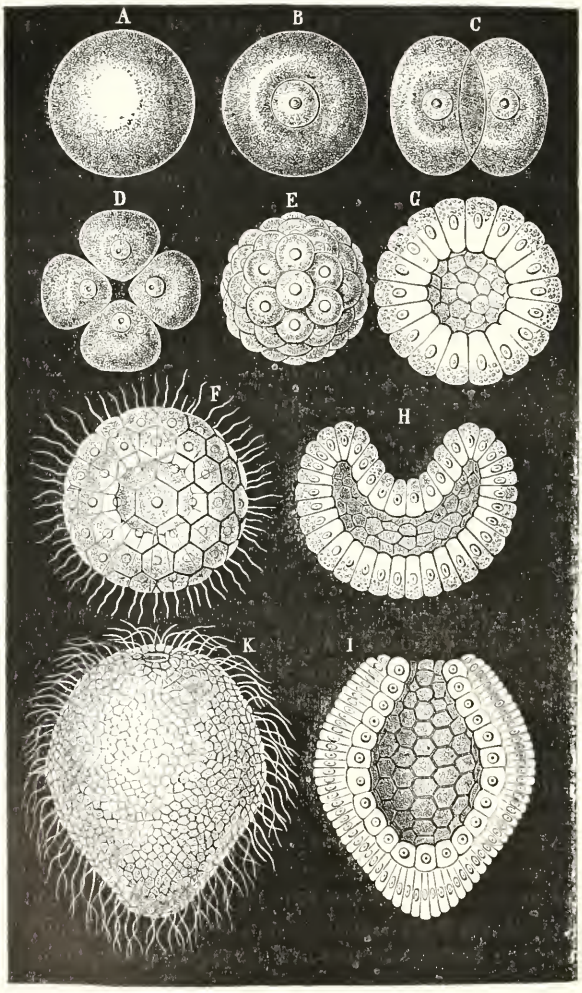


Fig. 80. — Segmentation et formation de la gastrula chez la *Monoxenia Darwinii* (d'après Hæckel) (*).

qui se creuse d'une cavité de segmentation et devient une blastula ciliée à paroi d'une seule couche de cellules (fig. 80 F et G). Puis il se forme par invagination embolique normale une gastrula (fig. 80 H, I, K) qui, après avoir nagé quelque temps, se fixe par son extrémité aborale. (Hæckel, *Arabische Corallen*) (*Trad.*)

(*) A, œuf après la disparition de la vésicule germinative. — B, œuf avec le premier noyau de segmentation. — C, D, E, segmentation. — F, G, blastula entière et en coupe. — H, invagination formant la gastrula. — I, K, gastrula.

revêt un caractère tout exceptionnel. Elle commence par la formation à la surface de l'œuf d'une série de proéminences irrégulières qui se détachent pour former une couche superficielle de cellules épiblastiques. Puis la masse protoplasmique interne se divise en cellules polygonales pour constituer l'hypoblaste qui semblerait ainsi se former par une sorte de délamination. Chez la *Clavularia crassa* (n° 168) il se produit une segmentation complète suivie de délamination. La larve de l'*Alcyonium palmatum* s'allonge, devient ciliée et prend ainsi les caractères d'une planula typique. L'hypoblaste central est constitué par une couche externe granuleuse à cellules incomplètement différenciées, l'hypoblaste véritable, et une masse homogène interne creusée de vacuoles.

Quelques-unes des larves se fixent, tandis que d'autres se fusionnent et forment une masse volumineuse qui n'a pas été suivie plus loin. L'épiblaste s'invagine à l'extrémité libre de la larve fixée pour former ce que l'on appelle la cavité gastrique, c'est-à-dire la portion axiale de la cavité entérique générale, portion qui semblerait en réalité être une sorte de stomodæum. Autour de la cavité gastrique, l'hypoblaste forme huit mésentères circonscrivant huit loges remplies par la substance homogène qui occupait le centre de l'œuf au stade précédent. Il est à présumer, bien que cela ne soit pas établi par l'observation, que par une résorption de l'extrémité aveugle de l'invagination stomodæale la chambre gastrique est mise en libre communication avec la cavité située entre les mésentères (1). Pendant le stade suivant, le jeune *Alcyonium* acquiert huit tentacules qui apparaissent comme des papilles creuses ouvertes dans les huit loges mésentériques. Pendant ce stade également la substance qui remplit les loges mésentériques est presque complètement résorbée.

Entre l'épiblaste et l'hypoblaste se forme une membrane homogène qui pénètre entre les deux couches d'hypoblaste qui constituent les cloisons mésentériques. Une couche de cellules du tissu conjonctif destinée à donner naissance au tissu gélatineux abondant (cœnenchyme) dans lequel se déposeront les éléments du squelette, se montre du côté externe de cette membrane et par conséquent dérive probablement de l'épiblaste. Chez le *Sympodium coralloides*, Kowalevsky (n° 168) a montré plus complètement encore que les cellules mésoblastiques étoilées dérivent de l'épiblaste. Il trouve que les spicules calcaires se développent dans ces cellules comme dans les cellules du mésoblaste des Éponges. Les canaux gastro-vasculaires ramifiés du cœnenchyme sont des diverticules de la cavité entérique primitive. Une couche de muscles circulaires se forme à une période tardive aux dépens de l'épiblaste, mais les muscles longitudinaux des mésentères situés du côté interne de la membrane homogène sont considérés par Kowalevsky comme hypoblastiques.

Une planula ciliée avec hypoblaste délaminé se rencontre également chez les Gorgones et le *Corallium rubrum*. Dans le premier genre, lorsque la larve se fixe, l'hypoblaste est formé de deux couches : une externe de cellules columnaires et une interne de cellules arrondies ciliées limitant une cavité entérique centrale. Kowalevsky pense que la couche interne finit par être résorbée et est homologue à la masse granuleuse interne de l'*Alcyonium*.

(1) L'extrait allemand est très-obscur pour ce qui a trait à la formation de la bouche.

Zoanthaires. — Parmi les Zoanthaires plusieurs formes ont été étudiées par Kowalevsky (n° 145) et par de Lacaze-Duthiers (n° 170) dont quelques-unes, d'après le premier observateur, présentent une gastrula par invagination, tandis que dans d'autres cas l'hypoblaste se forme probablement par délamination.

Au premier groupe appartient une forme comestible d'Actinie qui se trouve près de Messine, le *Cerianthus* et peut-être aussi le *Caryophyllium*. Dans la première de ces formes la segmentation aboutit à la formation d'une blastosphère. Une invagination normale oblitérant la cavité de segmentation se produit ensuite et le blastopore se retrécit pour constituer la bouche. Les bords de la bouche se recourbent en dedans et donnent ainsi naissance à la cavité gastrique (stomodæum) qui comme chez les Alcyonaires est tapissée par l'épiblaste. En même temps que la bouche se forme apparaissent les deux premiers mésentères.

Chez le *Cerianthus*, la segmentation est inégale, les premiers stades sont les mêmes que chez l'Actinie qui vient d'être décrite, mais les cellules hypoblastiques donnent naissance à une masse de substance graisseuse remplissant la cavité entérique, qui finit par être résorbée.

Dans la majorité des Zoanthaires étudiés jusqu'ici, comprenant des espèces d'*Actinia*, de *Sagartia*, de *Bunodes*, d'*Astroides*, d'*Astræa*, la segmentation qui est souvent inégale (1) et non accompagnée par la formation d'une cavité de segmentation, aboutit à la formation d'une planula ciliée solide à deux feuillets. Dans ces formes, la fécondation a lieu dans l'ovaire et les premiers stades du développement sont traversés dans les tissus maternels.

Une extrémité de la planula devient un peu ovale et développe une houppe spéciale de cils. A l'autre extrémité une dépression peu accusée apparaît, devient plus profonde et forme une involution tapissée par l'épiblaste. Cette involution est le stomodæum et devient la cavité gastrique. La véritable cavité entérique, tapissée par l'hypoblaste, est pendant quelque temps remplie de substance vitelline. La larve nage toujours l'extrémité aborale dirigée en avant.

Entre les deux feuillets de l'embryon se forme une membrane homogène semblable à celle déjà décrite chez les Alcyonaires.

Le reste du développement de la larve consiste spécialement dans la formation des mésentères, des tentacules et du squelette calcaire. Les observations de de Lacaze-Duthiers ont particulièrement jeté un grand jour sur ce sujet.

Chez l'adulte on peut d'ordinaire reconnaître dans les tentacules une

(1) Je m'appuie en cela sur l'autorité de Kleinenberg. L'existence d'une segmentation inégale indique probablement une gastrula épibolique.o

symétrie ayant pour base le nombre six. Il y a six tentacules primaires, six secondaires, douze tertiaires, vingt-quatre quaternaires, etc. La même loi se retrouve dans les cloisons dures du squelette jusqu'au troisième cycle, mais au delà lorsqu'il est possible de le vérifier, il semble y avoir seulement douze nouvelles cloisons dans chaque cycle additionnel. Les observations de de Lacaze-Duthiers ont montré que cette symétrie n'est accquise que d'une manière secondaire et est loin de correspondre à l'ordre de développement des parties.

Ses observations ont porté sur trois espèces de Zoanthaires sans squelette, l'*Actinia mesembryanthemum*, la *Sagartia* et le *Bunodes gemmacea* ; l'*Astroides calycularis* lui a servi de type pour ses recherches sur le polypier. Nous étudierons d'abord l'*Actinia mesembryanthemum* qu'il a prise pour type.

L'embryon libre cylindrique à extrémité aborale dirigée en avant pendant la natation devient d'abord un peu aplati et sa bouche s'allonge, de façon à déterminer une symétrie bilatérale. Deux mésentères font alors leur apparition dans un plan transversal par rapport au grand axe de la bouche et divisent la cavité entérique en deux loges *inégales*. Les mésentères consistent en un repli de l'hypoblaste dont les deux lames sont séparées par un prolongement de l'épiblaste. La loge la plus grande est ensuite divisée par deux nouveaux mésentères en trois, puis une division semblable a lieu dans la plus petite. Le stade où il existe six loges est presque immédiatement remplacé par celui qui en présente huit, deux nouvelles cloisons faisant leur apparition dans la seconde série de loges. L'embryon présente une période de repos marquée au stade où il y a huit loges. Le nombre des loges est porté à dix par la division de celles de troisième formation et à douze par la division de celles de quatrième formation. On remarquera que le nombre des loges croît en progression arithmétique par l'addition continuelle de deux nouvelles loges dérivant alternativement de la grande et de la petite loges primitives. Les loges de nouvelle formation sont toujours adjacentes aux mésentères primitifs. Les stades à six et dix loges sont de très courte durée. Les deux loges primitives sont nécessairement situées aux extrémités du grand axe de la bouche. Lorsque la cavité entérique est divisée en douze loges, celles-ci égalisent leurs dimensions et la formation des tentacules commence. La loi qui régit l'apparition des tentacules est à peu près la même que pour les mésentères, mais elle n'est pas tout à fait aussi rigoureuse. Un tentacule se développe au-dessus de chaque loge. Le trait le plus remarquable de l'apparition des tentacules est dû à ce que le tentacule qui surmonte la plus grande des deux loges primitives apparaît avant tous les autres et garde longtemps sa prééminence (fig. 81 A). Ce fait ajouté à l'inégalité des deux loges primitives donne quelques motifs pour considérer comme possible que les Cœlentérés descendent de formes à symétrie bilatérale et à faces dorsale et ventrale différenciées. La prééminence du premier tentacule formé n'est pas propre aux Actinozoaires, mais, comme on l'a vu plus haut (p. 151), se retrouve chez le Scyphistome des Ascrapédes.

Aprés que les douze tentacules sont formés, ils se divisent d'une manière secondaire en deux cycles alternants l'un de six grands, l'autre de six petits tentacules; les deux tentacules appartenant aux deux loges primitives appartiennent au cycle des grands tentacules. Les filaments mésentériques apparaissent d'abord sur la première paire de cloisons. L'accroissement du

nombre des tentacules et des loges de 12 à 24 a lieu d'une manière très remarquable et très inattendue. La loi qui régit leur multiplication est énoncée de la manière suivante par de Lacaze-Duthiers. « L'apparition des loges nouvelles est la conséquence, non, comme on l'a cru, de la production d'une seule loge entre chacune des douze loges existant déjà, mais de la naissance de deux loges dans chacun des six éléments (loges) du deuxième cycle. » Il résulte de cette loi qu'il apparaît deux tentacules du troisième cycle alternativement dans l'un de deux espaces séparant un grand d'un petit tentacule de l'un des deux cycles déjà existants que l'on peut appeler le premier et le second cycle (fig. 82).

Les vingt-quatre tentacules formés de cette manière présentent nécessairement d'abord une disposition très irrégulière (fig. 82); mais ils s'agen-

A B

Fig. 81. — Deux stades du développement de l'*Actinia mesembryanthemum* (emprunté à O. Schmidt, d'après de Lacaze-Duthiers) (*).

cent bientôt régulièrement en trois cycles gradués, deux de 6 et un de 12 tentacules. Le premier cycle des six plus grands tentacules est le grand cycle du stade précédent ; mais les deux autres cycles sont hétérogènes dans leur origine, chacun d'eux étant formé pour une partie des tentacules appartenant aux douze de dernière formation, pour une autre partie de quelques-uns des six tentacules qui formaient le second cycle au stade précédent.

La multiplication se continue ensuite suivant une loi que de Lacaze-Duthiers énonce de la manière suivante : « Le nombre des loges et plus tard celui des tentacules correspondants est porté de 24 à 48 et de 48 à 96 par la naissance d'une paire d'éléments dans chacune des 12 ou 24 loges au-

(*) Dans le jeune embryon cilié A, vu de profil, un seul tentacule est développé. — L'embryon B un peu plus développé, vu de face, montre déjà huit tubercules qui formeront les huit premiers tentacules.

dessus desquelles se trouvent les plus petits tentacules dont l'ensemble forme le quatrième ou le cinquième cycle. » Puisque après la formation de chaque nouveau cycle la disposition des tentacules redevient symétrique, il est évident que tous les cycles de tentacules de même dimension, excepté le premier, sont formés de tentacules tout à fait hétérogènes quant à l'âge.

La larve libre se fixe pendant la période où les tentacules augmentent de 12 à 24.

La formation générale des loges est à peu près la même chez le *Bunodes* et le *Sagartia* que chez l'*Actinia*.

Chez les deux types d'Actinozoaires à gastrula embolique, les lois de la formation des tentacules ne semblent pas être les mêmes que celles qui régissent les formes observées par de Lacaze-Duthiers.

Chez le *Cerianthus*, quatre tentacules se forment simultanément à la période où il existe seulement quatre chambres. Chez l'*Arachnitis* (*Edwardsia*) la succession des tentacules est, d'après A. Agassiz (n° 166), la même que chez le *Cerianthus*. Il y a primitivement quatre tentacules et les tentacules les plus âgés sont situés à une des extrémités du grand axe de la bouche, tandis qu'à l'autre extrémité de nouveaux tentacules apparaissent constamment par paires. Un tentacule impair se rencontre toujours à l'extrémité de la bouche opposée aux tentacules les plus âgés.

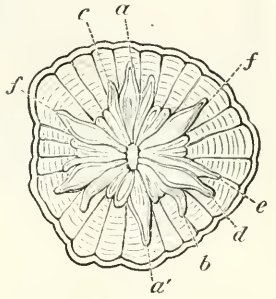


Fig. 82. — Larve d'*Actinia mesembryanthemum* plus âgée, et vue de face au moment où 24 tentacules viennent de se former. Les lettres montrent le véritable ordre de succession des tentacules, mais *e* et *f* sont transposés (d'après de Lacaze-Duthiers).

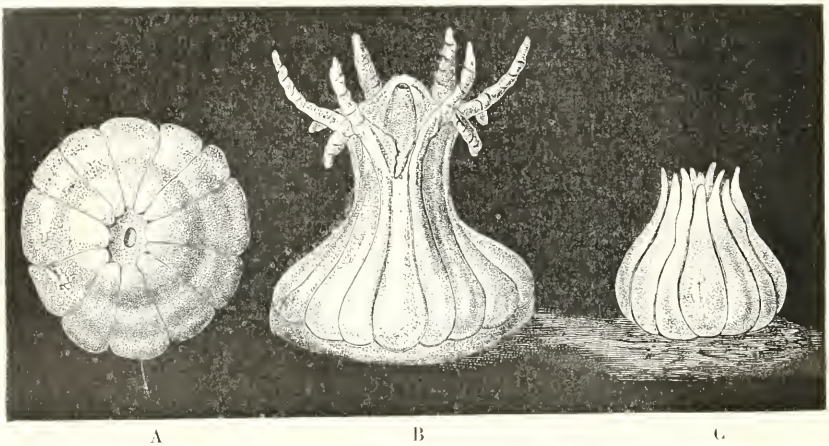
Dans les autres espèces à gastrula embolique huit tentacules sembleraient apparaître simultanément au stade où il existe huit chambres, bien que sur ce point la description de Kowalevsky ne soit pas très claire. La présence de ce stade semblerait indiquer une grande affinité avec les Alcyonaires.

Chez les Actinozoaires sclérodermés, excepté le *Caryophyllium*, l'embryon ressemble beaucoup à celui des Malacodermés à gastrula par délamination. Les premiers phénomènes du développement se passent dans l'ovaire, et la larve tombe dans la cavité générale à l'état de planula ciliée à deux feuillets.

Les lois qui régissent la formation des douze premiers tentacules et des cloisons semblent être à peu près les mêmes que pour les Malacodermés. Les parties dures commencent en règle générale à se former après l'apparition de douze tentacules, période à laquelle la larve se fixe. En se fixant, la larve devient très aplatie.

Les premières parties du polypier qui se forment sont douze cloisons qui s'élèvent simultanément dans des replis de la paroi entérique dans l'intérieur des loges limitées par les mésentères et correspondent par conséquent aux tentacules et non, comme on pourrait le croire, aux mésentères. Chaque cloison est formée par la coalescence de trois plaques calcaires qui se forment par des centres de calcification séparés. L'union des trois plaques forme une plaque qui a la forme d'un Y dont la tige est dirigée en dedans et les deux

branches en dehors (fig. 84). La muraille n'apparaît qu'après la formation des cloisons et est d'abord une sorte de coupe membraneuse complètement distincte des cloisons. La columelle se constitue plus tard encore par la coa-



A B C

Fig. 83. — Trois stades du développement de l'*Astroides calycularis* (emprunté à O. Schmidt, d'après de Lacaze-Duthiers) (*).

lescence d'une série de nodules qui se forment dans un axe central entouré par les extrémités internes des cloisons.

Après la formation de la muraille, les cloisons se divisent en deux cycles par l'accroissement prédominant de six d'entre elles. Par la soudure des cloisons avec la muraille, l'espace intermédiaire aux deux branches de l'Y se remplit de tissu calcaire. La loi de la formation du troisième cycle de cloisons n'a pas été trouvée, de sorte qu'il n'est pas possible de dire si elle suit le rhythme singulier qui règle la formation des tentacules.

Fig. 84. — Larve d'*Astroides calycularis* peu après sa fixation (d'après de Lacaze-Duthiers) (**).

Toutes les parties squelettales occupent une position intermédiaire à l'épiblaste et à l'hypoblaste et sont exactement homologues sous ce rapport avec le squelette des Alcyonaires. De Lacaze-Duthiers croit cependant qu'elles dérivent de l'hypoblaste ; mais, d'après les observations de Kowalevivsky, il ne peut guère rester de doute qu'elles ne se forment dans du tissu conjonctif interposé aux deux feuillets et probablement d'origine épiblastique.

Une larve singulière appartenant probablement aux Actinozoaires a été

(*) A, embryon libre divisé en douze loges. — B, embryon fixé au moment de l'apparition des douze premiers tentacules. — C, jeune *Astroides* avec les tentacules différenciés en deux cycles.

(**) La figure montre le développement des cloisons en Y, dans les intervalles des mésentères. La position de ces derniers est indiquée par les lignes ombrées. La muraille s'est développée en dehors.

décrite par Semper (1). Elle est de forme allongée et présente une bande longitudinale de cils. Elle est pourvue d'une bouche à une extrémité et d'un anus à l'extrémité opposée. La bouche conduit dans un œsophage qui s'ouvre librement dans un estomac pourvu de six mésentères. Le tégument renferme de nombreux nématocystes. Une larve mésotroque vermiforme, pourvue également de nématocystes et trouvée en même temps, est supposée par Semper être une forme plus jeune de la précédente.

Cténophores. — L'œuf des Cténophores est formé d'une couche protoplasmique externe granuleuse et d'une masse centrale spongieuse renfermant des sphérules de matière grasse. Il est enveloppé dans une vésicule délicate dont le diamètre est beaucoup plus grand que celui de l'œuf. Cette vésicule paraît être remplie d'eau de mer dans laquelle flotte l'œuf.

On peut d'ordinaire obtenir facilement des œufs fécondés en conservant les adultes dans l'eau pendant douze à vingt-quatre heures. Les deux principales autorités qui ont observé ces formes, Kowalevsky (n° 147) et Agassiz (n° 172), sont malheureusement en désaccord sur un ou deux points d'importance fondamentale. Il semble cependant que

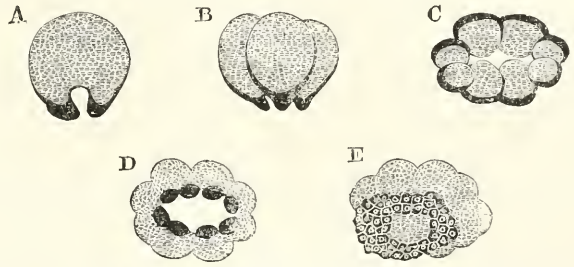


Fig. 85. — Cinq stades du développement de l'*Idya roseola* (d'après Agassiz) (*).

les feuillets embryonnaires se forment par une sorte de gastrula épibolique, tandis que la cavité gastrique proprement dite, distincte du système gastro-vasculaire, est formée par invagination et doit par conséquent être regardée comme une forme de stomodæum.

Les premiers stades sont très semblables dans tous les types observés jusqu'ici. La segmentation commence par la couche périphérique de l'œuf qui dans son ensemble se comporte comme la couche active et forme une protubérance à un pôle que l'on peut appeler le pôle formatif. Le noyau est situé immédiatement au-dessous de cette protubérance. Sur la ligne médiane de la protubérance apparaît un sillon (fig. 85 A) qui devient peu à peu de plus en plus profond jusqu'à ce qu'il divise l'œuf

(1) Ueb. einige tropische Larven-formen (*Zeit. f. wiss. Zool.*, XVII, 1867).

(*) La couche protoplasmique de l'œuf est représentée en noir.

en deux. La couche granuleuse suit le sillon, de sorte que, comme l'œuf originel, chacun des nouveaux segments est complètement entouré par une couche de protoplasma granuleux. Chaque segment contient un noyau. Une seconde division semblable, à angles droits avec la première, donne naissance à quatre segments (fig. 85,B) et les segments ainsi formés se divisent de nouveau en huit (fig. 85, C). Les segments, formés par la division en huit qui a lieu dans un plan vertical, sont de dimensions inégales, quatre d'entre eux étant beaucoup plus petits que les autres. Les huit segments sont disposés sous forme d'un disque légèrement courbé autour d'un axe vertical, le futur grand axe du corps. L'axe est occupé par une cavité qui, comme la cavité de segmentation du *Sycandra raphanus*, est ouverte à ses deux extrémités. Le disque dont la concavité est tournée vers le pôle formatif a quelquefois la forme d'une ellipse (fig. 85, C) et quelquefois d'un rectangle dans lequel les quatre petites sphères occupent les pôles du grand axe. Une symétrie bilatérale est ainsi nettement indiquée dès ce stade.

Dans la phase suivante de la segmentation la couche granuleuse qui entoure chaque segment forme de nouveau une protubérance au pôle formatif ; mais, au lieu que chaque segment se divise en deux parties égales, la protubérance protoplasmique seule se sépare de la portion principale du segment. De cette manière il se forme seize sphères dont huit grosses sont constituées principalement par la substance vitelline de la partie interne de l'œuf, et huit petites sont entièrement constituées par le protoplasma granuleux. Les huit petites sphères forment un anneau à la face formative des grosses sphères (fig. 85, D).

Les petites sphères se multiplient ensuite très rapidement (fig. 85 E) en partie par division et *en partie par la formation de nouvelles cellules détachées des grosses sphères*, elles s'étendent autour des grosses sphères formant une gastrula épibolique ; ainsi se constitue le feuillet épiblastique (fig. 87 A). Pendant ce temps les grosses cellules restent relativement passives, bien qu'elles se divisent dans quelques cas plus ou moins irrégulièrement; chez l'*Eucharis*, elles se divisent en seize. La cavité de segmentation axiale semblerait être oblitérée pendant cette période.

Il y a une divergence importante entre les descriptions d'Agassiz et de Kowalevsky sur la direction de l'envahissement des petites cellules. Selon Agassiz, les petites cellules s'étendent très rapidement vers le pôle formatif et le recouvrent avant de se rencontrer au pôle opposé. Le contraire a lieu d'après Kowalevsky. Il semble que cette divergence est due à une interversion des pôles de l'embryon par l'un ou l'autre des deux auteurs, puisque selon Agassiz la bouche se forme au pôle formatif, tandis que selon Kowalevsky elle se forme au pôle opposé.

Sans chercher à décider entre ces deux opinions, nous désignerons le pôle où se forme la bouche sous le nom de pôle oral.

La formation de la cavité digestive commence peu après l'envahissement de toute la surface de l'embryon par les cellules épiblastiques. Au pôle oral se produit une invagination de l'épiblaste (fig. 86, B), qui s'avance vers le pôle opposé. En outre, d'après les figures données par Agassiz et d'après l'explication de ses planches il semblerait qu'une vaste chambre est creusée dans l'hypoblaste à l'extrémité du tube invaginé, qui bientôt s'ouvre dans sa cavité (fig. 86 C). Le tube invaginé semblerait donner naissance à l'estomac, tandis que la chambre située à son extrémité aborale est sans aucun doute l'infundibulum qui, d'après la description de Kowalevsky, est tapissé par un épithélium aplati. A une période plus avancée les canaux gastro-vasculaires naissent de l'infundibulum sous forme de quatre poches entourées par les grosses cellules centrales aux dépens desquelles elles s'accroissent : ces cellules se sont, à ce moment, disposées en quatre masses et semblent jouer le rôle d'une sorte de vitellus nutritif. Les noyaux de ces grosses cellules d'après Kowalevsky disparaissent et les cellules elles-mêmes se fragmentent en masses de plus en plus petites.

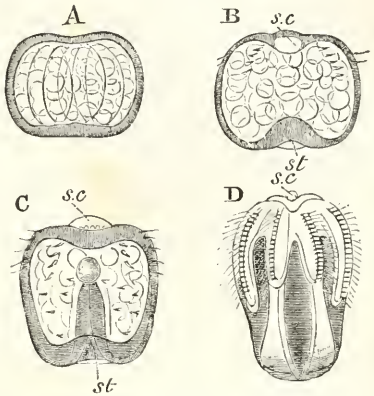


Fig. 86. — Quatre stades du développement de l'*Idya roseola* (d'après Agassiz) (*).

La principale difficulté dans cette description empruntée à Agassiz est l'origine de l'infundibulum. Dans l'absence d'une description précise à ce sujet, il semble raisonnable de conclure qu'il apparaît comme une lacune creusée dans les cellules centrales et que ses parois sont formées d'éléments dérivés des cellules vitellines (1). Dans cette interprétation le tube digestif des Cténophores consisterait, comme chez les Méduses Acraspèdes et les Actinozoaires, en deux portions : une véritable portion hypoblastique constituée par l'infundibulum et les canaux gastro-vasculaires qui en dérivent, et une portion épiblastique, le stomodœum, formant l'estomac.

Les observations de Kowalevsky sur le système digestif ne s'accordent pas entièrement avec celles d'Agassiz. D'après lui, la face orale de l'embryon se creuse d'une cavité tapissée par des cellules plates qui se sépare par une constriction pour former l'infundibulum qui émet plus tard les canaux radiaires. A l'infundibulum conduit un canal étroit tapissé par un épithélium columnaire qui devient la cavité gastrique.

(1) Chun (n° 174) expose brièvement le résultat de ses observations qui s'accorde avec l'interprétation adoptée ici.

(*) *sc*, capsule sensorielle. — *st*, stomodœum.

Pendant que se forme le tube digestif, une série de transformations importantes ont lieu dans d'autres parties de l'embryon. Les rangées de palettes locomotrices apparaissent d'abord près du pôle aboral comme quatre épaississements linéaires de l'épiblaste longitudinaux et équidistants (fig. 86, D). A la surface de ces bourrelets se développent des cils rigides qui se soudent pour former les palettes. Pendant que l'embryon est encore dans l'œuf, les rangées de palettes sont doubles et très courtes. Il y a chez le *Pleurobrachia*, environ huit ou neuf paires de palettes à chaque rangée. Chaque double rangée finit par se séparer en deux.

Dans toutes les formes, excepté les Eurostomata (*Beroe*), deux tentacules se développent comme des épaississements de l'épiblaste (fig. 87, B, *t.*). Ils sont situés aux pôles opposés du grand axe transversal de l'embryon.

Un prolongement du tissu-gélatineux contractile du corps dont l'origine est décrite plus loin, pénètre, d'après Kowalevsky, dans les tentacules.

Le système nerveux central et les otolithes sont formés au pôle aboral par un épaississement de l'épiblaste; mais les détails de leur formation n'ont pas été élucidés complètement. Peut-être convient-il de faire précéder l'exposé de leur développement d'une courte description de leur structure à l'état adulte.

Cet appareil est constitué chez l'adulte par une vésicule à revêtement cilié située à la bifurcation des tubes anaux et par certains organes en rapport avec cette vésicule. Une masse d'otolithes est suspendue au plancher de la vésicule par quatre corps foliacés appelés suspenseurs. Le toit est très délicat et a la forme d'une pyramide à quatre faces. La vésicule s'ouvre par six orifices. Par quatre d'entre eux situés aux quatre angles sortent quatre gouttières ciliées en continuité avec les suspenseurs ; ces gouttières après être sorties de la vésicule otolithique se bifurquent et rejoignent les huit rangées de palettes. Sur les deux côtés les parois de la vésicule sont en continuité avec deux épaisses plaques ciliées à bords renflés en face du centre desquelles sont deux orifices latéraux de la vésicule qui complètent les six orifices. L'eau de mer est poussée dans les orifices latéraux par l'action des cils des plaques.

Ces parties se développent de la manière suivante. Dans l'épaississement aboral de l'épiblaste, se creuse une cavité dont les parois constituent le rudiment de la vésicule otolithique (fig. 86, B et C, *s. c.*). Le toit de cette cavité est extrêmement mince. De chaque côté apparaît un épaississement cellulaire considéré par Kowalevsky comme le rudiment des ganglions nerveux. Ces épaississements paraissent donner naissance aux plaques latérales ciliées. Les otolithes tirent leur origine de cellules situées sur quatre points séparés aux angles des

plaques ciliées en face des rangées de palettes (fig. 87, A, *ot.*).

Chez les *Pleurobrachia*, il y a d'abord seulement une otolithe à chaque angle. Les otolithes se portent graduellement vers le centre de la vésicule, et y sont fixées, bien que les quatre suspenseurs foliacés n'apparaissent que très tardivement. Les otolithes se multiplient pendant toute la vie.

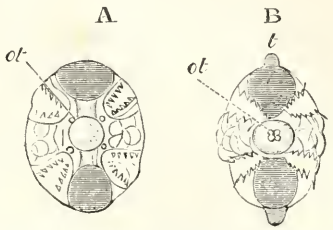


Fig. 87. — Deux stades du développement du *Pleurobrachia rhododactyla* (d'après Agassiz) (*).

Le tissu gélatineux des Cténophores apparaît comme une couche homogène entre l'épiblaste et les cellules vitellines et est probablement l'homologue de la couche formée dans la même situation chez tous les autres Cœlentérés. Dans cette couche pénètrent des cellules anastomosées, dérivées principalement de l'épiblaste, quoique, selon Chun (n° 174), en partie aussi de l'hypoblaste. Ces cellules semblent être principalement, sinon entièrement (Chun) de nature contractile. Il est probable que la grande masse de tissu gélatineux de l'adulte est une substance intercellulaire dérivée de ces cellules.

Toutes ces transformations s'accomplissent pendant que l'embryon est encore renfermé dans la capsule de l'œuf. Pendant qu'elles s'effectuent, l'axe oro-anal qui était d'abord très court, augmente beaucoup de longueur (fig. 87), de sorte que l'embryon revêt une forme ovale semblable à celle de l'adulte.

La période exacte où l'embryon sort de l'œuf ne paraît pas être très constante, mais l'éclosion n'a jamais lieu avant que l'embryon n'ait à sa disposition tous les organes de l'adulte.

Dans la majorité des types les différences entre la larve qui vient d'éclore et l'adulte sont peu considérables et dans tous les cas la larve a une forme ovoïde. Chez les Rubanés (*Cestum*, etc.) la larve a la forme ovoïde caractéristique et les transformations subséquentes constituent presque une métamorphose.

La larve des Lobaires tels que l'*Eucharis*, le *Bolina*, etc., peut à peine se distinguer du *Pleurobrachia* et subit par conséquent des transformations considérables après la naissance.

D'après Chun, l'*Eucharis multicornis* encore à l'état larvaire atteint la maturité sexuelle.

Le nouveau genre d'Anthoméduses *Ctenaria*, récemment décrit par Hæckel, qui a quelques points de ressemblance avec les Cténophores, indique probablement que les Cténophores ont plus d'affinités avec les Méduses qu'avec les Actinozoaires ; mais leur dévelop-

(*) *ot*, otolithe, — *t*, tentacule.

pement, spécialement la présence d'un stomodæum les rattache (malgré l'existence d'un voile rudimentaire chez les *Ctenaria*) aux Méduses Acraspèdes aussi bien qu'aux Craspédotes, et il est à noter que les Acraspèdes ont des affinités incontestables avec les Actinozoaires.

Sommaire et considérations générales.

Même à l'état adulte, les formes inférieures des Cœlentérés ne s'élèvent guère en complexité au-dessus d'une gastrula typique. L'ontogénie cependant fait reconnaître avec évidence l'existence d'une forme larvaire, la planula qui se retrouve assez constamment dans tous les groupes excepté les Cténophores.

Nous sommes probablement en droit d'admettre que la planula est la répétition d'une forme ancestrale libre des Cœlentérés. La planula, telle qu'elle se présente la plupart du temps, est un organisme cilié à peu près cylindrique, à deux feuillets, pourvu d'une cavité digestive au moins rudimentaire, creusée dans le feuillet interne et généralement ne possédant pas de bouche. Le feuillet externe renferme de nombreux nématocystes.

Combien de ces caractères appartenaient à la planula ancestrale? Je pense qu'il n'est pas déraisonnable d'admettre que les deux seuls caractères sur lesquels il ne puisse pas y avoir de doute sont la condition rudimentaire de la cavité digestive et l'absence de bouche. Quelque paradoxal que cela puisse paraître, il ne me semble pas impossible que les Cœlentérés puissent avoir eu un ancêtre dans lequel la cavité digestive était remplacée physiologiquement par une masse solide de cellules amœboïdes. Cet ancêtre leur est peut-être commun avec les Turbellariés. La présence constante de nématocystes, dans la couche interne de l'épiblaste de ces derniers, s'accorderait avec leur dérivation d'une forme semblable à la planula. En même temps le tube digestif parenchymateux solide de la *Convoluta*, de la *Schizopora* et d'autres formes de Turbellariés, quoique très probablement secondaire, trouve peut-être son explication dans cette hypothèse sur leur origine.

La planula dans sa condition primitive n'a pas une symétrie bilatérale, mais souvent, comme chez les Actinozoaires, elle s'aplatit sur deux côtés avant de prendre la forme de l'adulte. Peut-être la forme bilatérale de la planula est-elle le point de départ commun des Cœlentérés et des Turbellariés. Sous ce rapport il faut noter le développement spécial unilatéral d'un tentacule chez le Scyphistome et l'Actinie.

La planula se rencontre chez le plus grand nombre des formes sessiles d'Hydrozoaires, les Tubularidés et l'Hydre exceptés. Elle est également caractéristique des Trachyméduses et des Siphonophores. Elle se présente aussi chez les Acraspèdes, mais avec un mode d'ontogénie

exceptionnel qui sera discuté en même temps que les feuillets germinatifs.

Elle est caractéristique tant des Hexacoralliaires que des Octocoralliaires, mais ne se rencontre pas chez les Cténophores.

Chez les Tubularidés et chez l'Hydre, l'abréviation du développement a amené sans aucun doute, l'absence d'un stade de planula *libre* et l'absence de forme larvaire chez les Cténophores peut, comme on l'a déjà vu, probablement s'expliquer de la même manière.

Les Cœlentérés parmi tous les Métazoaires sont caractérisés par la plus grande simplicité dans la disposition de leurs feuillets germinatifs, et pour ce motif un très grand intérêt s'attache au mode de formation de ces feuillets chez eux. On trouve constamment deux feuillets germinatifs qui correspondent *d'une manière générale* à l'épiblaste et à l'hypoblaste. On pourrait présumer que leur mode de formation présenterait une certaine uniformité ; il n'en est pas ainsi cependant. Dans la majorité des formes peut-être les deux feuillets se différencient par délamination, mais, dans une minorité considérable, ils doivent leur origine à une invagination.

La délamination est constante (avec l'exception douteuse des Tubularidés) chez les Hydroméduses et les Siphonophores. Elle est peut-être, en général, caractéristique des Actinozoaires.

L'invagination par embolie a lieu, dans l'état actuel de nos connaissances, constamment chez les Acraspèdes et fréquemment chez les Actinozoaires ; l'invagination épibolique est caractéristique des Cténophores.

Si l'on doit ajouter foi aux observations rapportées plus haut et sur lesquelles est fondé ce sommaire et il n'y a pas de raison pour qu'on ne le fasse pas d'une manière générale, il faut inévitablement en conclure que de ces modes de développement, l'un doit être primitif et les autres en sont dérivés, car si cette conclusion n'était pas acceptée, il faudrait adopter l'hypothèse inadmissible d'une double origine des Cœlentérés.

Ces considérations nous conduisent à deux questions :

1° Lequel est primitif de la délamination ou de l'invagination?

2° Comment l'un est-il dérivé de l'autre?

Il y a beaucoup à dire, tant en faveur de la délamination que de l'invagination, mais il convient de remettre toute discussion de la question au chapitre général sur la formation des feuillets dans tout le règne animal.

Les cellules hypoblastiques sont souvent remplies de substance vitelline, et de là résultent des modifications secondaires du développement. Les exemples les plus importants de ces modifications se rencontrent chez les Siphonophores et les Cténophores.

Dans les formes les plus simples d'Hydrozoaires il n'y a pas de trace

d'un troisième feuillet ou mésoblaste. L'épiblaste est typiquement formé, comme Kleinenberg l'a montré le premier, d'une couche épithéliale et d'une couche de cellules subépithéliales interstitielles. Les cellules de la première couche se continuent souvent en prolongements musculaires ou nerveux, et celles de la dernière donnent naissance aux nématocystes, aux organes génitaux et dans quelques cas à des muscles (1). Dans un grand nombre de cas parmi tous les groupes de Cœlentérés et constamment chez les Cténophores, l'épiblaste est simplifié et réduit à une seule couche de cellules. L'hypoblaste ne subit pas dans la plupart des cas une différenciation de ce genre, mais forme simplement une couche glandulaire, tapissant la chambre gastrique et ses prolongements dans les tentacules ; mais chez les Actinozoaires, il semble donner origine à des muscles, et des faits nombreux ont été signalés, qui tendent à montrer que dans quelques groupes il produit les organes génitaux.

Une lame anhiste paraît être toujours interposée entre l'épiblaste et l'hypoblaste.

Chez un grand nombre de Cœlentérés, la différenciation de l'épiblaste est poussée plus loin. Dans beaucoup de formes, il donne naissance à un squelette externe dur. Cette formation est très répandue chez les Hydrozoaires où, dans le plus grand nombre des cas, elle se présente sous la forme d'un périsarc corné, et chez les Hydrocoralliaires (Millépores et Stylastérides) d'un squelette calcaire dur. Le squelette, dans ces formes, quoique ressemblant de très près au squelette mésoblastique des Actinozoaires, est, comme l'a démontré Moseley (n° 164), épiblastique.

Chez les Actinozoaires, un squelette épiblastique est exceptionnel et, suivant la plupart des autorités, n'existe pas. Tout récemment cependant, Koch (n° 167) a trouvé que le squelette axial ramifié de la plupart des Gorgonidés, savoir des Gorgonines et des Isidines, est séparé du cœnosarc par un épithélium qu'il croit être épiblastique et auquel sans doute le squelette axial doit son origine. Un épithélium semblable entoure l'axe des Pennatulides.

Chez les Méduses, l'épiblaste donne aussi naissance à un système nerveux central qui cependant continue à faire partie constituante du feuillet et aux organes des sens spéciaux (2).

Une différenciation spéciale de l'hypoblaste se rencontre dans l'axe solide des tentacules. Cet axe remplace les prolongements gastriques qui se montrent chez beaucoup de formes, et les cellules qui le constituent se différencient en un tissu analogue à celui de la corde dor-

(1) Les questions relatives aux organes génitaux des Cœlentérés sont discutées dans la seconde partie de l'ouvrage.

(2) La différenciation des systèmes nerveux et musculaire chez les Hydrozoaires est traitée dans la seconde partie de cet ouvrage.

sale, qui a un rôle squelettique et a perdu tout rapport avec la nutrition. Cet axe est placé par beaucoup de morphologistes parmi les organes mésoblastiques.

Chez tous les Cœlentérés supérieurs il s'interpose entre l'épiblaste et l'hypoblaste certains tissus que l'on peut considérer comme représentant le mésoblaste.

Les plus importants sont :

1° Les diverses couches musculaires distinctes ;

2° Le tissu gélatineux des Méduses et des Cténophores.

3° Le tissu squelettogène des Actinozoaires.

Dans la plupart des cas les fibres musculaires sont en rapport avec des cellules épithéliales, mais dans certaines formes, parmi les Méduses et chez la plupart des Actinozoaires, sinon chez tous, ils constituent une couche distincte quelquefois séparée de l'épiblaste par une membrane anhiste (*Æqueorea*, *Mitrocoma*). Lorsque ces couches musculaires sont en dehors de la membrane qui sépare l'épiblaste de l'hypoblaste elles sont évidemment d'origine épiblastique, mais dans quelques cas, chez les Actinozoaires, elles sont adjacentes à l'hypoblaste et dérivent très probablement de ce feuillet.

L'origine du tissu gélatineux est encore entourée d'une grande obscurité.

Il apparaît comme une couche homogène intermédiaire entre l'épiblaste et l'hypoblaste qui chez les Hydroméduses ne devient jamais cellulaire bien que traversée par des fibres élastiques.

Chez les Acraspèdes elle renferme des cellules anastomosées dérivées en apparence (Claus) surtout de l'hypoblaste, et chez les Cténophores elle est riche en cellules musculaires étoilées, pour la plupart d'origine épiblastique, bien que quelques-unes, d'après Chun, proviennent de l'hypoblaste. En somme il semble probable que le tissu gélatineux peut être considéré comme un produit *des deux feuillets*, et il y a des raisons de penser qu'il est dû à un développement énorme de la membrane qui est toujours interposée entre les deux feuillets primaires. Il faut pourtant remarquer qu'une membrane considérée par les frères Hertwig comme équivalente à la membrane qui sépare habituellement l'épiblaste de l'hypoblaste peut d'ordinaire être mise en évidence des deux côtés du tissu gélatineux des Méduses. La couche squelettogène des Actinozoaires est probablement morphologiquement homologue au tissu gélatineux ; mais les faits que nous connaissons tendent à montrer que les cellules conjonctives qu'elle renferme sont d'origine épiblastique. Elle donne naissance au squelette des Hexacoralliaires, au squelette spiculaire de l'*Alcyonium*, au squelette axial du Corail et au squelette des Hélioporides et des Tubiporides.

Alternances de générations.

L'alternance des générations est un phénomène commun chez les Hydrozoaires et quelque chose d'analogue a été observé chez la Fungie parmi les Actinozoaires. On ne connaît pas d'exemple de son existence chez les Cténophores.

Le grand intérêt qui s'attache à son occurrence chez les Hydroméduses et les Siphonophores tient à ce que son origine peut être suivie jusqu'à une division du travail dans les colonies de zooïdes si caractéristiques de ces types.

Chez les Hydroméduses on peut établir une série intéressante de rapports entre l'alternance des générations et la division des zooïdes en gonophores et trophosomes. Chez l'Hydre, les fonctions génitales et nutritives sont réunies chez le même individu. Les protubérances génératrices ne peuvent pas, comme l'a bien fait remarquer Kleinenberg, être regardées comme des gonophores rudimentaires, mais doivent être comparées aux bandes génitales développées chez les Méduses autour de parties du système gastro-vasculaire. Une condition telle que celle de l'Hydre dans laquelle l'œuf donne directement naissance à une forme semblable au parent, est sans aucun doute primitive bien qu'il ne soit pas aussi certain que l'Hydre soit elle-même une forme primitive. Les relations de l'Hydre et des Tubularides ou des Campanularides peuvent se concevoir très nettement en supposant que chez l'Hydre la plupart des bourgeons ordinaires ne se sont pas détachés, de sorte qu'il s'est formé une Hydre composée, mais que, à certaines périodes, des bourgeons particuliers ont conservé leur faculté primitive de se détacher et développé ensuite des organes génitaux tandis que les bourgeons ordinaires perdaient leur fonction génératrice.

Il serait évidemment avantageux pour l'espèce que les bourgeons détachés pourvus d'organes génitaux soient mobiles de façon à la porter aussi loin que possible ; ces bourgeons en conséquence de leur existence libre acquièreraient une organisation supérieure à celle des trophosomes fixés. Il est aisé de voir comment, par une série d'étapes telles que celles que j'ai esquissées, une division du travail pourrait s'établir et il est évident que les embryons produits par les gonophores d'organisation élevée devraient donner naissance à une forme fixée qui reproduirait la colonie fixée par bourgeonnement. Ainsi l'alternance des générations serait établie comme un corollaire nécessaire d'une telle division du travail. Pour justifier ces explications, il est nécessaire de passer en revue les principaux faits relatifs à l'alternance des générations chez les Hydroméduses.

Hydroméduses (1). Dans un grand nombre de cas chez les Tubulaires, les Sertularides et les Campanularides, il se produit des bourgeons médusiformes qui se détachent et développent des organes sexuels.

Ces Méduses se divisent en deux grands groupes, les *Ocellata* et les *Vesiculata* suivant les caractères des organes sensoriels marginaux. Chez les *Ocellata*, les organes des sens ont la forme d'yeux et chez les *Vesiculata* de vésicules auditives (otocystes). Les dernières semblent provenir d'ordinaire de colonies de Campanulaires et leurs organes génitaux s'étendent sous forme de bandes repliées le long des canaux radiaires. Allman a considéré ces bandes comme formées de gonophores rudimentaires et a appelé les Méduses qui leur donnent naissance *blastochèmes*. Il les regarde comme présentant un type d'alternance de générations compliqué, avec trois au lieu de deux générations dans le cycle. Les frères Hertwig ont donné des raisons qui me paraissent concluantes pour rejeter cette vue et ont démontré que les organes génitaux de ces types ressemblent à ceux des Méduses ordinaires.

Dans beaucoup de formes, les bourgeons médusiformes quoique complétement développés ne se détachent pas; qu'ils se détachent ou non on les appelle *gonophores phanérocodoniques*. Dans d'autres formes, des bourgeons qui commencent comme s'ils devaient se transformer en Méduses, n'atteignent jamais cette condition, mais restent toujours dans un état de développement incomplet Allman leur a donné le nom de *gonophores adélocodoniques*.

Dans tous ces cas deux générations, au moins, s'interposent entre deux périodes sexuelles successives :

1° Un trophosome produit directement par l'œuf;

2° Un gonophore né par bourgeonnement du premier.

Dans un très grand nombre de types, les gonophores ne se développent pas directement sur la tige de la colonie hydroïde, mais naissent sur des zooïdes spécialement modifiés ressemblant à des trophosomes rudimentaires qui ont été appelés par Allman *blastostyles*. Une série de gonophores se développent d'ordinaire sur les côtés de chaque blastostyle. Les blastostyles ou restent à nu comme chez tous les Hydroïdes Gymnoblastiques ou Tubulariés ; ou bien comme chez les Hydroïdes Calyptoblastiques (Sertularides et Campanularides), ils sont envel oppés d'un étui spécial appelé *gonangium* qui est formé de périsarc tapissé par l'épiblaste. Dans les formes présentant des blastostyles, trois générations s'interposent entre les stades successifs de reproduction sexuelle : 1° Le trophosome développé directement de l'œuf; 2° le blastostyle produit par bourgeonnement sur le trophosome ; 3° les gonophores bourgeonnés par le blastostyle.

(1) Pour un exposé complet de ce sujet, le lecteur est renvoyé au beau mémoire d'Allman (n° 149).

Tels étant les faits principaux, pour prouver que la condition de polymorphisme existant chez les Hydroméduses doit trouver son explication dans l'hypothèse émise plus haut, il est encore nécessaire de montrer que : 1° les gonophores médusiformes libres ne sont en réalité que des trophosomes modifiés, ou plutôt que les trophosomes et les gonophores sont, les uns et les autres, des modifications d'un type commun ; et, 2° que les gonophores fixés dits adélocodoniques sont des dérivés rétrogrades des gonophores médusiformes libres. Si ces points ne peuvent être établis, il serait possible de maintenir que les Méduses sont des zooïdes spéciaux développés *de novo* et non par une modification de zooïdes trophosomes. Démontrer complètement ces propositions me conduirait trop loin sur le domaine de l'anatomie comparée pure, et je me contenterai de renvoyer le lecteur à une discussion des Hertwig (n° 146, p. 62) où le premier point me paraît être complètement établi. Quant au second point, je dirai seulement que la structure et le développement des gonophores adélocodoniques peut seulement s'expliquer en admettant qu'ils sont des formes rétrogrades des gonophores phanérocodoniques, et que l'opinion contraire faisant dériver les gonophores phanérocodoniques des gonophores adélocodoniques conduit à une série de conclusions insoutenables.

Les Trachyméduses, comme on l'a vu plus haut, se développent directement. Elles sont probablement dérivées de gonophores chez lesquels le trophosome a disparu du cycle du développement.

En résumé, trois types de développement se rencontrent chez les Hydroméduses.

1° Pas d'alternance de générations. Forme permanente, un trophosome sexué. Ex : Hydre ;

2° Alternance des générations. Trophosome fixé ; gonophore libre ou fixé. Ex. : Hydroïdes gymnoblastiques et calyptoblastiques et Hydrocoralliaires ;

3° Pas d'alternance des générations. Forme permanente, Méduse sexuelle. Ex. : Trachyméduses.

Siphonophores. — Chez les Siphonophores, les générations alternent de la même manière que chez les Hydroméduses, mais le point de départ paraît être une Méduse. Les gonophores peuvent rester fixés ou se détacher.

Acraspèdes. — A l'exception des Pélagies et peut-être des Charybdées dont le développement comprend une simple métamorphose, toutes les formes médusaires de ce groupe présentent une forme d'alternance des générations. L'œuf, comme il a déjà été décrit, se développe encore en une forme fixée, le *Scyphistome* qui se multiplie asexuellement par bourgeonnement normal et peut même former une colonie permanente.

La formation des Méduses sexuées a lieu par une sorte de strobilisation du corps du Scyphistome fixé. Il apparaît au-dessous de la bouche une série de constrictions transversales qui divisent le corps en anneaux

dont chacun finit par former une Méduse appelée *Ephyra* (fig. 88). Chacun de ces anneaux renferme une dilatation de l'estomac et une portion des quatre mésentères rudimentaires décrits avec le développement du Scyphistome. Les sillons qui les séparent devenant plus profonds, les segments deviennent discoïdaux et leurs bords libres émettent huit lobes renfermant des prolongements de la cavité gastrique (fig. 88, C). La surface inférieure de chaque disque qui formera la future face aborale de la Méduse devient convexe en partie par le développement du tissu gélatineux. Sur la face opposée, il se développe une couche musculaire. Pendant ce temps, le corps du Scyphistome augmente graduellement de longueur et continue à se segmenter de sorte qu'il se forme sans interruption une série d'Ephyra dont celles qui sont le plus près de la base sont les plus jeunes. Le cercle terminal des tentacules propres du Scyphistome s'atrophie peu à peu.

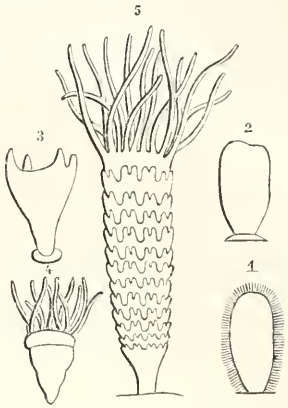


Fig. 88. — États successifs du développement de l'*Aurelia aurita* (emprunté à Cauvet d'après Sars) (*).

Par les progrès du développement, chacun des huit lobes des Ephyra devient bifide à son extrémité.

Les Ephyra atteignant successivement cette condition, se détachent et, par une série de transformations remarquables, constituant presque une métamorphose et accompagnées par un accroissement énorme, atteignent l'état adulte.

L'alternance de générations chez les Acraspèdes ne peut pas s'expliquer tout à fait aussi simplement que chez les Hydroméduses, bien que le principe soit probablement le même dans les deux cas.

Actinozoaires. — Parmi les Actinozoaires, il se rencontre chez la Fungie un phénomène spécial qui, comme l'a montré Semper (n° 171), est sous beaucoup de rapports analogue à une alternance de générations (1). La larve se développe en une tige nourrice à l'extrémité de laquelle un polypier cupuliforme ressemblant à l'adulte se forme comme un bourgeon. Ce bourgeon se détache et donne naissance à une Fungie sexuée permanente. La tige nourrice forme un nouveau bourgeon au centre de la cicatrice laissée par le premier. Le nouveau bourgeon se sépare à son tour en laissant une petite portion de sa tige et chacun des bourgeons se comporte de même, de sorte que la tige

(1) Voy. aussi Moseley. *Notes by a naturalist of the Challenger*. p. 524, 525.

(*) 1, planula fixée ; — 2, 3, passage à la forme polype ; — 4, scyphistome commençant à se strobiliser ; — 5, complètement strobilisé.

nourrice finit par prendre un aspect cannelé. Nous avons par conséquent là, comme chez les Hydroméduses, une forme asexuée, la tige nourrice, produite directement par la larve donnant naissance par bourgeonnement à une forme sexuée, le phénomène présente donc tous les caractères d'une alternance de générations. Il semble cependant possible que la tige nourrice puisse elle-même à la fin devenir sexuée.

Cœlentérés en général.

(145) Alex. Agassiz. *Illustrated Catalogue of the Museum of Comparative Anatomy at Harvard College* (n° 11). American Acalephæ. Cambridge, U. S. 1865.

(146) O. und R. Hertwig. *Der Organismus d. Medusæ u. seine Stellung z. Keimblättertheorie.* Iena, 1878.

(147) A. Kowalevsky. Untersuchungen üb. d. Entwicklung d. Cœlenteraten (*Nach. richten d. kaiser. Gesell. d. Freunde d. Naturerkenntniss d. Anthropologie u. Ethnographie.* Moscou, 1873 [en russe]). Etrait dans Hoffman u. Schwalbe. *Jahresberichte d. Anat. u. Phys.* 1873.

Hydrozoaires.

(148) L. Agassiz. *Contribution to the Natural History of the United States of America*, IV. Boston, 1862.

(149) G. J. Allman. *A Monograph of the Gymnoblastic or Tubularian Hydroids.* Ray Society. 1871-2.

(150) G. J. Allman. On the structure and development of *Myriothela.* (*Phil. Trans.* CLXV, p. 2.)

(151) P. J. van Beneden. Mém. sur les Campanulaires de la côte d'Ostende considérés sous le rapport physiologique, embryogénique, et zoologique. (*Nouv. Mém. de l'Acad. de Bruxelles,* XVII. 1844.)

(152) P. J. van Beneden. Recherches sur l'Embryogénie des Tubulaires et l'histoire naturelle des différents genres de cette famille qui habitent la côte d'Ostende. (*Nouv. Mém. de l'Acad. de Bruxelles,* XVII. 1844.)

(153) C. Claus. Polypen u. Quallen d. Adria. (*Denk. d. math.-naturwiss. Klasse der k. k. Akad. d. Wiss. Wien.*, XXXVIII. 1877.)

(154) J. G. Dalyell. *Rare and Remarkable Animals of Scotland.* Londres, 1847.

(155) H. Fol. Die erste Entwicklung d. Geryonideneies. (*Jenaische Zeitschrift,* VII. 1873.)

(156) Carl Gegenbaur. *Zur Lehre vom Generationswechsel und der Fortpflanzung bei Medusen und Polypen.* Würzburg, 1854.

(157) Thomas Hincks. On the development of the Hydroid Polypes, *Clavatella* and *Stauridia*; with remarks on the relation between the Polype and the Medusoid, and between the Polype and the Medusa. (*Brit. Assoc. Rep.* 1861.)

(158) E. Haeckel. *Zur Entwicklungsgeschichte d. Siphonophoren.* Utrecht, 1869.

(159) Th. H. Huxley. *Oceanic Hydrozoa.* Ray. Society, 1858.

(160) Geo. Johnston. *A History of British Zoophytes.* Edin. 1838, 2e édition. 1847.

(161) N. Kleinenberg. *Hydra, eine anatomisch-entwicklungsgeschichtliche Untersuchung.* Leipzig, 1872.

(162) El. Metschnikoff. Ueber die Entwicklung einiger Cœlenteraten (*Bull. de l'Acad. d. St-Pétersbourg*, XV. 1870.)

(163) El. Metschnikoff. Studien über Entwicklungsgeschichte d. Medusen u. Siphonophoren (*Zeit. f. wiss. Zool.*, XXIV. 1874.)

(164) H. N. Moseley. On the structure of the Stylasteridæ (*Phil. Trans.* 1878.)

(165) F. E. Schulze. *Ueber den Bau und die Entwicklung von Cordylophora lacustris.* Leipzig, 1871.

Actinozoaires.

(166) Al. Agassiz, *Arachnitis* (*Edwarsia*) *brachiolata* (*Proc. Boston Nat. Hist. Society*, 1860).

(167) Koch. Das Skelet d. Alcyonarien. (*Morpholog. Jahrbuch*, IV. 1878.)

(168) A. Kowalevsky. Z. Entwicklung d. Alcyoniden, *Sympodium corralloides* und *Clavularia crassa* (*Zoologischer Anzeiger* (n° 38, 1879).

(169) H. de Lacaze-Duthiers. *Histoire nat. du Corail.* Paris, 1864.

(170) H. de Lacaze-Duthiers. Développement des Coralliaires (*Archives de Zoologie expérimentale et générale*, I. 1872 et II. 1873).

(171) C. Semper. Ueber Generationswechsel bei Steinkorallen, etc. (*Zeit f. wiss. Zool.*, XXII. 1872).

Cténophores.

(172) Alex. Agassiz. Embryology of the Ctenophoræ (*Mem. of the Amer. Acad. of Arts and Sciences*, X (n° 111, 1874).

(173) G. J. Allman. Contributions to our knowledge of the structure and development of the Beroidæ (*Proc. Roy. Soc. Edinburgh*, IV. 1862).

(174) C. Chun. Das Nervensystem u. die Musculatur d. Rippenquallen (*Abhand. d. Senkenberg. Gesellsch.*, XI. 1879).

(175) C. Claus. Bemerkungen u. Ctenophoren. u. Medusen (*Zeit. f. wiss. Zool.* XIV. 1864).

(176) H. Fol. *Ein Beitrag z. Anat. u. Entwickl. einiger Rippenquallen.* 1869.

(177) C. Gegenbaur. Studien ü. Organis. u. System d. Ctenophoren (*Archiv f. Naturgesch.*, XXII. 1856).

(178) A. Kowalevsky. Entwicklungsgeschichte d. Rippenquallen (*Mém. Acad. St.-Pétersbourg*, VII, série, X (n° 4). 1866).

(179) J. Price. Embryology of Ciliogrades (*Proceed. of British Assoc.*, 1846).

(180) C. Semper. Entwicklung d. *Eucharis multicornis* (*Zeit. f. wiss. Zool.*, IX. 1858).

CHAPITRE VII

PLATYELMINTHES (1).

TURBELLARIÉS.

Bien qu'il n'y ait peut-être pas dans le règne animal de groupe dont l'ontogénie récompenserait mieux que les Turbellariés, les efforts de celui qui l'étudierait d'une manière complète, les difficultés à surmonter se sont jusqu'ici montrées trop grandes.

Les Rhabdocœles et les Dendrocœles d'eau douce ne subissent pas de métamorphose et sortent de l'œuf à un état où il est difficile de les distinguer, dans leur aspect général, des Infusoires. Un grand nombre de Dendrocœles marins se développent aussi directement, tandis que, comme l'a montré le premier Joh. Müller, d'autres Dendrocœles marins subissent une métamorphose plus ou moins compliquée.

Dendrocœles marins. — Parmi les Dendrocœles marins sans métamorphose la forme la plus complètement étudiée est le *Leptoplana tremellaris* (Keferstein, n° 187 et Hallez, n° 185).

Les œufs sont enveloppés par de grosses capsules albumineuses sécrétées par une glande spéciale. Ils sont pondus en grand nombre à la fois et adhèrent ensemble de façon à former des masses qui ne sont pas sans analogie avec les pontes des Mollusques nudibranches.

L'œuf flotte librement dans la capsule ovulaire et subit une segmentation semblable sous beaucoup de rapports au type caractéristique des Mollusques. L'œuf se divise en deux, puis en quatre parties de chacune desquelles se sépare un petit segment. Les quatre petits segments qui semblent donner naissance à l'épiblaste se multiplient par

I. Turbellariés.
   1. Dendrocœles.
   2. Rhabdocœles.
II. Némertiens.
   1. Anopla.
   2. Enopla.
III. Trématodes.
   1. Distomiens.
   2. Polystomiens.
IV. Cestodes.

division et enveloppent peu à peu les gros segments (1), de sorte qu'il se produit une invagination nettement épibolique. Entre les grosses et les petites cellules est une cavité de segmentation peu spacieuse (fig. 89, A et B). Au moment où il existe douze cellules épiblastiques, chacune des quatre grosses cellules se divise en deux parties inégales (Hallez) (fig. 89, A). Ainsi se forment quatre grosses (*hy*) et quatre petites (*m*) cellules. Les dernières sont situées au pôle de l'œuf opposé à l'épiblaste et donnent naissance au mésoblaste tandis que les quatre grosses cellules constituent l'hypoblaste.

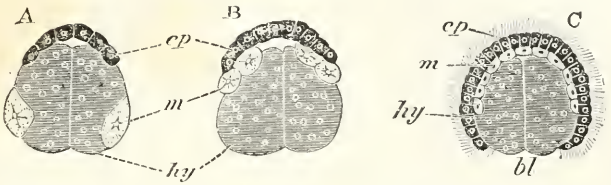


Fig. 89. — Coupes de l'œuf de *Leptoplana tremellaris* à trois stades du développement (d'après Hallez) (*).

Pendant que l'épiblaste s'étend autour des cellules hypoblastiques pour les envelopper, les cellules mésoblastiques se portent peu à peu vers le pôle formatif (fig. 89, B). En même temps elles se divisent de façon à former d'abord quatre traînées linéaires qui finalement s'unissent en une couche continue située entre l'épiblaste et l'hypoblaste et oblitèrent la cavité de segmentation (fig. 89, C, *m*).

Avant l'achèvement de l'épibolie, apparaissent des cils vibratiles serrés qui déterminent la rotation de l'embryon dans la capsule. Pendant ces transformations une cinquième cellule hypoblastique s'est formée par la division de l'une de celles qui existaient déjà, et plus tard quatre des cellules hypoblastiques donnent naissance dans l'aire blastoporique presque fermée à quatre petites cellules. En rapport avec ces cellules, il s'établit plus tard une paroi hypoblastique complète qui entoure les grosses cellules hypoblastiques primitives; ces dernières se résolvent alors en une masse vitelline.

Par une comparaison avec les autres types, il peut être regardé comme probable que la paroi entérique se forme par un processus de bourgeonnement continu de petites cellules se détachant des grosses cellules, phénomène qui commence avec la formation des quatre cellules dont il vient d'être parlé.

Le blastopore se ferme presque complètement; mais on n'a pas

(1) Il est probable, bien que le fait n'ait pas été observé, que de nouvelles cellules se détachent des sphères hypoblastiques et prennent à part l'extension de la couche des petites cellules.

(*) *ep*, épiblaste. — *m*, mésoblaste. — *hy*, cellules vitellines (hypoblaste). — *bl*, blastopore.

déterminé s'il donne naissance à la bouche qui se forme au même endroit. En avant de la bouche apparaît un rudiment de lèvre supérieure petit et très transitoire. Le pharynx protractile est décrit par Hallez comme naissant d'un bourgeon hypoblastique tandis que sa gaîne est d'origine épiblastique. Deux paires d'yeux et le ganglion sus-œsophagien se développent également de bonne heure.

La couche périphérique de petites cellules ciliées se divise en deux couches, dont l'externe reste ciliée et forme le véritable épiblaste ; l'interne forme probablement la couche sous-épithéliale (cutis). Dans cette couche se développent des corps en bâtonnets qui semblent être homologues aux nématocystes des Cœlentérés, de sorte que, si les vues émises dans le chapitre précédent sur la similitude des larves des Turbellariés et des Cœlentérés sont exactes, la couche sous-épithéliale correspond à la couche profonde de l'épiblaste des Cœlentérés. Le mésoblaste, comme l'épiblaste, se divise en deux couches. L'externe forme les muscles circulaires et longitudinaux, l'interne donnant naissance à un réseau musculaire dont les lacunes constituent la cavité générale parenchymateuse.

Les transformations ultérieures sont de peu d'importance. Un peu après la formation de la bouche et des ganglions il se développe sur les côtés du corps deux paires de soies raides. L'embryon a pendant ce temps augmenté de volume de façon à remplir complètement la cavité de la capsule ovulaire dans laquelle il continue cependant à tourner rapidement ; il commence aussi à présenter des contractions actives. Il éclot alors et passe de la forme sphérique à une forme allongée et aplatie. L'orifice oral ventral est d'abord central, mais bientôt par un accroissement inégal est reporté vers l'extrémité postérieure du corps. En même temps les paires de soies raides augmentent considérablement en nombre. Les restes des cellules vitellines disparaissent alors et les parois entériques deviennent plus distinctes. Le tube digestif qui est d'abord de forme simple comme chez les Turbellariés Rhabdocœles prend bientôt une forme dendritique. Le jeune animal après ces transformations ressemble au parent excepté en ce qu'il ne possède que deux paires d'yeux et est dépourvu d'organes génitaux.

Parmi les types à métamorphose complète, les larves libres des diverses espèces de *Thysanozoon* ont été observées par Joh. Müller (n° 190) et par Moseley (n° 189) et le développement complet de l'*Eurylepta auriculata* a été étudié par Hallez.

Les stades que ce type traverse dans l'œuf sont exactement les mêmes que ceux déjà décrits chez le *Leptoplana*. Après la formation de la bouche, le corps s'allonge tout en restant cylindrique. Un repli se forme en avant de la bouche et donne naissance à une grande lèvre supérieure. Deux appendices postérieurs se développent ensuite, puis d'autres appendices constituant tous ceux que l'on trouvera chez la larve

libre. L'embryon se débarrasse ensuite des membranes ovulaires par une série de contractions vigoureuses. Lorsqu'il est libre il a la forme représentée dans la figure 90.

Il est tellement semblable aux larves de Müller (fig. 91) et de Moseley que toutes les trois peuvent être décrites ensemble.

Fig. 90. — Larve d'*Eurylepta auriculata* immédiatement après l'éclosion vue de profil (d'après Hallez) (*).

Le corps est un peu ovoïde et légèrement pointu en arrière. A l'extrémité antérieure sont situés les yeux au nombre de deux chez la plus jeune larve de Müller, de douze chez la larve la plus âgée (fig. 91) et la bouche est au centre de la face ventrale. Elle est entourée par un repli saillant et conduit dans une cavité digestive d'abord simple, mais très ramifiée dans les larves plus âgées. En avant est situé un ganglion bilobé en rapport avec deux cordons nerveux. L'epithélium superficiel est cilié, et au-dessous de lui est une couche de cellules (cutis) dérivée de l'épiblaste primitif dans laquelle se forment les bâtonnets ordinaires (Hallez). Le caractère le plus important de la larve consiste dans la présence d'appendices allongés couverts de longs cils et réunis ensemble par une bande ciliée de telle sorte que, au moins chez la larve de Müller, l'ensemble forme une *bande cilice prœorale lobée* (fig. 91). Cette bande n'est pas tout à fait aussi nette dans les figures de Hallez. La plus jeune larve de Müller présentait huit lobes très allongés; trois étaient dorsaux : un médian antérieur et deux latéraux situés très loin en arrière; trois ventraux : un médian en avant de la bouche formant une large lèvre supérieure et deux appendices sur les côtés de la bouche; enfin deux appendices des côtés du corps complétaient le nombre. Tous les appendices, sauf l'appendice dorsal médian, se voient dans la figure 90. Dans la larve de Hallez (fig. 91), les six appendices postérieurs forment un anneau assez bien défini; un flagellum se projette à l'extrémité antérieure du corps immédiatement au-dessous des yeux et un second flagellum en arrière. Chez la plus jeune larve de Moseley, il existait seulement six appendices

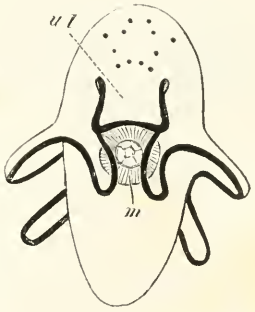


Fig. 91. — Larve de Turbellarié de Müller (probablement de *Thysanozoon*) vue par la face ventrale (d'après Müller) (**).

(*) *m*, Bouche.

(**) La bande ciliée est représentée par la ligne noire. — *m*, bouche. — *ul*, levre supérieure.

bien qu'il s'en formât plus tard huit, comme chez les larves de Müller.

La métamorphose consiste en ce que l'animal entier s'allonge et s'aplatit, les bras deviennent de plus en plus courts jusqu'à ce qu'ils disparaissent complètement et la larve prend la forme ordinaire de l'adulte.

La forme larvaire lobée des Turbellariés a quelques points de ressemblance avec la forme Pilidium des larves des Némertiens décrite plus loin; cependant sa ressemblance avec cette larve intéressante est moins intime que cela ne paraîtrait être le cas pour certaines formes larvaires de Turbellariés récemment décrites par Götte et Metschnikoff, dont les caractères sont sous quelques rapports intermédiaires entre la larve de *Leptoplana* et celles qui viennent d'être décrites.

Les observations de Götte (n° 184) ont porté sur le *Planaria neapolitana* et le *Thysanozoon Diesingi* et celles de Metschnikoff (n° 188) sur le *Stylochopsis ponticus*. Les larves de toutes ces formes subissent plus ou moins une métamorphose, mais les descriptions qui ont été données de leur développement sont difficiles à concilier (1). Les premiers stades du *Planaria* sont semblables à ceux du *Leptoplana* tels qu'ils ont été décrits par Keferstein. Quatre grosses cellules hypoblastiques sont entourées par des petites cellules épiblastiques qui commencent à se former du côté dorsal. Les cellules hypoblastiques se divisent et s'ordonnent en deux rangées bilatéralement symétriques. Les petites cellules laissent à la *face ventrale* un blastopore étroit qui communique avec une cavité ciliée close partout ailleurs et creusée entre les deux rangées de cellules hypoblastiques. Le blastopore semblerait rester ouvert d'une manière permanente et être situé à la base d'une fossette profonde limitée par des cellules épiblastiques qui constituent le stomodæum.

L'embryon devient alors convexe du côté dorsal tandis que la face ven-

(1) L'exposé des observations de Metschnikoff sur le *Stylochopsis ponticus* donné dans l'extrait allemand est trop obscur pour trouver place dans le texte ; voici cependant les points les plus importants que l'on peut y recueillir.

L'œuf se divise d'abord en huit segments, puis la division se continuant sur la zone équatoriale, il se forme un anneau de petites cellules qui deviennent l'épiblaste. Les deux pôles sont à ce moment formés de grosses cellules. A l'un des pôles apparaissent quatre petites cellules qui sont comparées par Metschnikoff aux cellules du pôle des Diptères (voy. le chapitre du développement des Insectes). Au pôle opposé, il se forme un blastopore conduisant dans une petite cavité de segmentation. L'épiblaste s'étend peu à peu au-dessus des grosses cellules. Au pôle où est situé le blastopore, les grosses cellules donnent naissance à l'hypoblaste et les petites cellules du pôle opposé prennent part à la formation de l'épiblaste. Le blastopore disparaît et avec lui la cavité de segmentation tandis que l'hypoblaste formant une masse solide se divise en deux moitiés (Cf. *Planaria neapolitana*). L'embryon devient cilié et commence à subir la rotation; les yeux et un peu plus tard (?) le ganglion nerveux font leur apparition.

Dans l'intérieur il se développe entre les cellules hypoblastiques une large cavité qui devient ciliée et est mise en communication avec l'extérieur par l'invagination d'un stomodæum qui forme le pharynx.

La larve prend alors comme chez la *Planaria neapolitana* une forme analogue au Pilidium. Des lobes latéraux et une lèvre antérieure naissent de la face inférieure et se couvrent de longs cils tandis qu'un long flagellum apparaît au pôle inférieur.

trale se creuse d'un sillon médian et s'étend latéralement en deux lobes et antérieurement en une lèvre supérieure dirigée en bas. La surface de l'embryon tout entière devient ciliée et les cils sont particulièrement longs sur les appendices ventraux et au sommet du dôme dorsal. Une houppe de grands cils apparaît en avant du dôme et une autre houppe moins marquée en arrière. La larve, d'après Götte, ressemble alors beaucoup à un Pilidium. Elle s'étend bientôt cependant et les deux houppes de cils sont portées aux extrémités antérieure et postérieure du corps. Les appendices ventraux se réduisent à des saillies peu apparentes du côté du corps. Götte pense que la métamorphose de la larve s'arrête là.

Un type de larve de Planaire (fig. 92), peut-être de la *Planaria angulata* observé par Alex. Agassiz (n° 181), diffère beaucoup de tous ceux qui ont été décrits jusqu'ici et est remarquable en ce qu'il est divisé en une série de segments correspondant en nombre aux diverticules de la cavité digestive. Dans le plus jeune stade (fig. 92) le corps était presque cylindrique et divisé en onze anneaux correspondant à un nombre égale de diverticules digestifs; il existait deux taches oculiformes. A un stade postérieur (fig. 93) le corps était très aplati et se rapprochait davantage de la forme de Planaire.

Fig. 92. — Larve de Planaire (probablement de *Planaria angulata*) (d'après Agassiz).

Si nous pouvons nous en rapporter aux intéressantes observations d'Agassiz, nous trouvons dans cette larve des indications d'une segmentation distincte qui ont une importance morphologique, surtout quand on les rapproche des traces de segmentation qui s'observent chez les Némertiens.

Un dernier type à métamorphose incomplète a été observé par Girard (n° 183). Il est remarquable en ce qu'il présente une segmentation uniforme et passe par un état de repos après avoir mené une vie indépendante sous forme de larve pourvue d'une grande lèvre supérieure.

Fig. 93. — Larve de Planaire (probablement de *Planaria angulata*) (d'après Agassiz).

Dendrocœles d'eau douce. — Le développement des Dendrocœles d'eau douce a été surtout étudié, par Knappert (n° 186) et Metschnikoff (n° 188).

Les œufs sont de petites cellules nues très délicates qui, au nombre de 4 à 6 ou davantage sont enveloppées dans une capsule ou dans un cocon avec une masse considérable de cellules vitellines dérivées du vitellarium. Les cellules vitellines présentent des mouvements péristaltiques et émettent des prolongements amœboïdes. Chaque œuf, lorsqu'il est pondu, s'entoure d'une membrane extrêmement délicate qui disparaît pendant le cours du développement. Les capsules consistent en une enveloppe sphérique et un pédoncule. Le dernier fait d'abord saillie par l'orifice femelle sous l'aspect d'un corps filiforme. Son extrémité libre se fixe et le reste de la capsule est alors expulsé.

La fécondation a lieu avant la formation de la capsule. La segmentation est complète ; l'œuf se divise d'abord en deux segments, puis l'un d'eux se divise, formant en tout trois segments; ensuite viennent des stades avec quatre, huit, seize et trente-deux segments.

Les résultats de Metschnikoff sur les stades postérieurs à la segmentation ne sont pas en complet accord avec ceux de Knappert, mais représentent sans doute un progrès de nos connaissances et je les suivrai ici. Ses observations ont été faites sur la *Planaria polychroa*.

Dans le premier stade observé par lui, la segmentation était déjà très avancée, mais il n'existait pas de membrane autour de l'œuf. Plus tard, l'œuf prend plus ou moins la forme d'une cloche ou d'une demi-sphère et renferme dans sa concavité une masse d'éléments vitellins. Il est alors formé de trois couches concentriques : une couche externe de cellules aplaties, l'épiblaste ; une couche moyenne de cellules fusionnées, le mésoblaste et une masse interne solide de cellules vitellines, l'hypoblaste.

Au pôle supérieur se forme le pharynx protractile (cf. Knappert) qui est pourvu d'une musculature provisoire et d'une lumière. Par ses contractions, il s'empare des éléments vitellins qui entourent l'embryon et l'accroissement rapide de celui-ci se fait sans aucun doute à leurs dépens. L'embryon perd peu à peu sa forme hémisphérique et prend une forme allongée et aplatie. Il se couvre d'un revêtement de cils à l'aide desquels il entre en rotation. L'éclosion a lieu le cinquième jour.

L'appareil digestif reste longtemps solide, même après qu'il a acquis sa forme ramifiée. Le pharynx se rétracte aussitôt après que la larve est mise en liberté ; il perd ses muscles provisoires et acquiert plus tard une musculature permanente. Les jeunes après l'éclosion s'attachent au corps du parent dont ils tirent leur nourriture (?).

Rhabdocœles. — Le développement de quelques-uns des Rhabdocœles a été récemment étudié par Hallez. Les œufs sont la plupart du temps enveloppés de capsules, un œuf dans chaque capsule. Quelquefois le développement commence avant que les capsules ne soient pondues, quelquefois seulement après. Chez certaines formes (*Mesostomum*), il y a des œufs d'été à capsules minces qui se développent dans l'intérieur du parent, tandis qu'à l'automne sont pondus des œufs d'hiver à capsules dures dont les embryons n'éclosent qu'au printemps.

Les œufs des Rhabdocœles, comme ceux des Dendrocœles d'eau douce, sont enveloppés d'éléments vitellins dérivés du vitellarium.

La segmentation a probablement lieu de la même manière que chez le *Leptoplana*. Un stade dans lequel il existe quatre cellules égales a été observé par Hallez et il se forme plus tard une gastrula épibolique. L'embryon se revêt de cils pendant qu'il est encore dans la capsule et, selon Hallez, le pharynx se forme comme un bourgeon de l'hypoblaste. La trompe du *Prostomum* est due à une invagination épiblastique.

NÉMERTIENS.

Quelques Némertiens se développent sans métamorphose, d'autres avec métamorphose.

Le type le plus remarquable du développement des Némertiens à métamorphose est celui dans lequel l'œuf se développe en une forme larvaire particulière appelée *Pilidium*, dans l'intérieur de laquelle se forme plus tard le Ver parfait. Très voisin de ce type, en est un autre dans lequel le Ver sexué se développe dans une forme larvaire comme le Pilidium, mais où la larve n'a pas d'existence libre, et est par conséquent dépourvue des appendices caractéristiques du Pilidium. Ce dernier est appelé *type de Desor* et est propre (?) au genre *Lineus*. Nous étudierons d'abord le Pilidium et le type de Desor (Voy. Barrois, n° 192).

Le type de Desor. — La segmentation est régulière et aboutit à la formation d'une blastosphère creusée d'une vaste cavité de segmen-

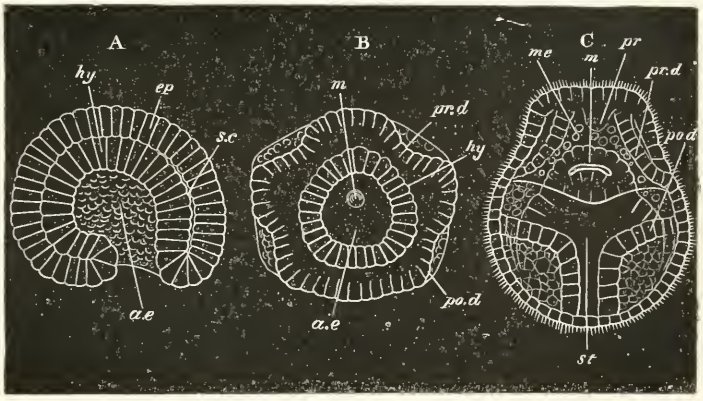


Fig. 94. — Trois stades du développement du *Lineus* (d'après Barrois) (*).

tation. La blastosphère se convertit par invagination en une gastrula (fig. 94, A).

Le blastopore est bientôt reporté relativement en avant par l'allongement en arrière de l'archentéron et, d'après Barrois, forme une bouche transitoire. Par l'allongement de la cavité archentérique, l'embryon prend une forme bilatérale (fig. 95, A), dans laquelle l'on peut distinguer une face dorsale et une face ventrale, la bouche (*m*) étant située à la face ventrale.

(*) A, vue de profil en coupe optique. — B et C, deux stades postérieurs vus par la face ventrale (orale). — *ae*, archentéron. — *sc*, cavité de segmentation. — *hy*, hypoblaste. — *me*, mésoblaste. — *ep*, epiblaste. — *m*, bouche. — *st*, estomac. — *pr.d*, disque prostomial. — *po.d*, disque métastomial. — *pr*, trompe.

Immédiatement après l'achèvement de la gastrula, une série de phénomènes remarquables commencent à se montrer dans l'embryon. Vu par la face ventrale, il prend une forme pentagonale (fig. 94, B), et l'épiblaste s'invagine sur quatre points de la face ventrale (fig. 95, A), *deux en avant* (*pr. d.*) *et deux en arrière* (*po. d.*) *de la bouche*, et constitue quatre disques épaissis. Bientôt ces disques se séparent du tégument externe qui se referme au-dessus d'eux en une couche ininterrompue (fig. 94, C). Les disques s'étendent rapidement et les deux prostomiaux d'abord, puis les métastomiaux se soudent, et enfin tous les quatre s'unissent en une plaque ventrale continue ; analogue semblerait-il à la plaque ventrale des embryons des Chétopodes et des

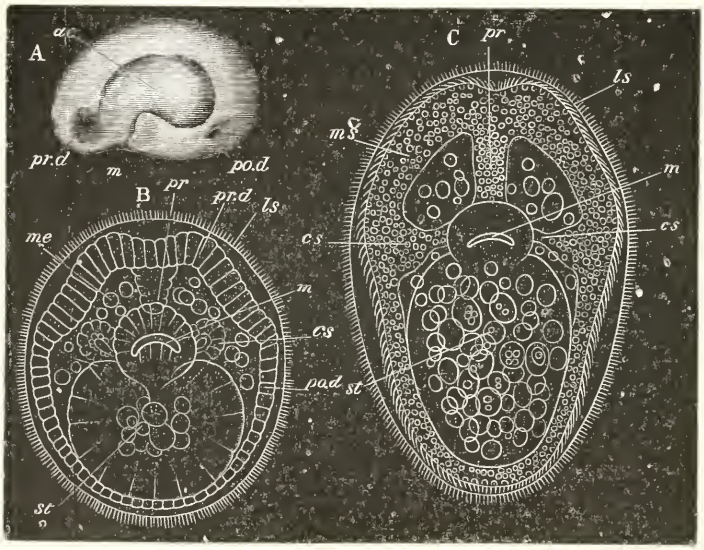


Fig. 95. — Trois stades du développement du *Linens* (d'après Barrois) (*).

Arthropodes. La plaque ainsi formée s'étend graduellement de façon à se refermer au-dessus de la face dorsale et à former un tégument complet dans l'intérieur du tégument larvaire primitif qui, à ce moment, est richement pourvu de cils, bien que l'embryon soit encore enfermé dans l'œuf (fig. 94, C). Pendant que ces transformations s'effectuent, de nombreuses cellules graisseuses détachées des disques invaginés, remplissent l'espace qui sépare les disques de l'archentéron et sont destinées à former le réseau mésoblastique. C'est aussi à ce stade que le

(*) A, vue du profil d'un embryon à un stade très peu avancé, vu par réflexion. — B et C, deux stades avancés vus par transparence par la face ventrale. — *ae*, archentéron. — *m*, bouche. — *pr.d*, disque prostomial. — *po.d*, disque métastomial. — *cs*, fossette latérale se développant en B comme un diverticule de l'œsophage. — *pr*, trompe. — *ms*, couche musculaire (?). — *ls*, tégument larvaire en train d'être rejeté. — *me*, mésoblaste. — *st*, estomac.

rudiment de la trompe fait son apparition sous la forme d'un prolongement solide de l'épiblaste qui naît à l'extrémité antérieure de l'embryon, au point de fusion des deux disques prostomiaux (fig. 94, C, *pr.*), et s'allonge en arrière ; il se creuse plus tard d'une lumière. Les organes latéraux ou fossettes céphaliques apparaissent d'une manière un peu inattendue comme une paire de diverticules de l'œsophage (fig. 95, B, *cs*) (1), qui bientôt se soudent avec les parois du corps au point de jonction des disques prostomiaux et métastomiaux (fig. 96, C, *cs*) mais restent pendant quelque temps reliés à l'œsophage par un cordon solide.

Pendant ce temps, le tégument larvaire originel se sépare de la couche sous-jacente formée par les disques (fig. 95, B et C), et est bientôt rejeté complètement laissant la couche externe des disques invaginés déjà ciliée (fig. 95, C) constituer le tégument externe de la jeune Némerte. Pendant et après le rejet de la peau embryonnaire d'importants changements ont lieu dans la constitution des différents feuillets du corps d'où résulte la formation du système vasculaire et d'autres organes mésoblastiques, du système nerveux et du tube digestif permanent. Ces transformations me paraissent avoir besoin d'une élucidation plus complète, et la description qui suit ne doit être acceptée qu'avec certaines réserves.

Il a déjà été établi que les deux disques donnent naissance à des cellules graisseuses qui occupent l'espace séparant les parois du corps de l'archentéron. De nouveaux changements ont lieu à la période où la peau embryonnaire est rejetée. Les disques s'épaississent beaucoup puis se divisent en deux couches qui deviennent l'épiderme et les couches musculaires sous-jacentes. Les couches musculaires apparaissent en deux masses séparées par les deux sacs céphaliques. La masse antérieure est formée d'un épaississement antérieur impair auquel font suite deux épaississements latéraux. La masse postérieure est beaucoup plus mince, ce qui s'explique par l'allongement rapide de la portion métastomiale de l'embryon.

Les cellules originellement détachées des disques subissent des modifications considérables ; quelques-unes se disposent autour de la trompe en une membrane définie qui devient la gaîne de la trompe, quelques-unes forment une véritable lame splanchnique de mésoblaste, et les autres qui sont spécialement concentrées pendant les premiers temps de la vie embryonnaire dans les parties antérieures du corps, forment le tissu conjonctif interstitiel général. Les ganglions céphaliques se différencient graduellement dans le mésoblaste prostomial et les deux cordons qui leur font suite dans le mésoblaste métastomial.

Au moment où le tégument larvaire est rejeté, la bouche primitive se ferme et ce n'est que quelque temps après qu'une bouche permanente se

(1) Bütschli, pour le Pilidium, regarde ces fossettes comme des enfoncements de l'épiblaste, mais la description de Metschnikoff est d'accord avec l'exposé adopté ici.

forme au même point. Pendant la première partie de la vie embryonnaire, l'intestin est tapissé de cellules columnaires, mais avant que la peau larvaire ne soit tombée, les parois instestinales subissent une métamorphose spéciale. Leurs cellules ou se confondent ou deviennent indistinctes et leur protoplasma paraît se transformer en sphérules vitellines qui remplissent tout l'espace limité par les parois du corps et sont seulement retenues en avant par une membrane de tissu conjonctif. Cette masse se transforme peu à peu en un canal distinct tapissé par des cellules columnaires.

Pilidium. — Dans le type véritable du Pilidium, la larve éclot de très bonne heure et mène l'existence habituelle des larves pélagiques. Une segmentation régulière est suivie par une invagination qui n'amène cependant pas l'oblitération complète de la cavité de segmentation (fig. 96, A, *a e*).

La cavité digestive primitive ainsi formée se divise en régions œsophagienne et gastrique (fig. 92, B, *oe* et *st*). Dès le stade où l'archentéron s'invagine la larve se couvre de cils sur toute sa surface et prend une forme un peu conique, le sommet du cône étant opposé à la face ventrale

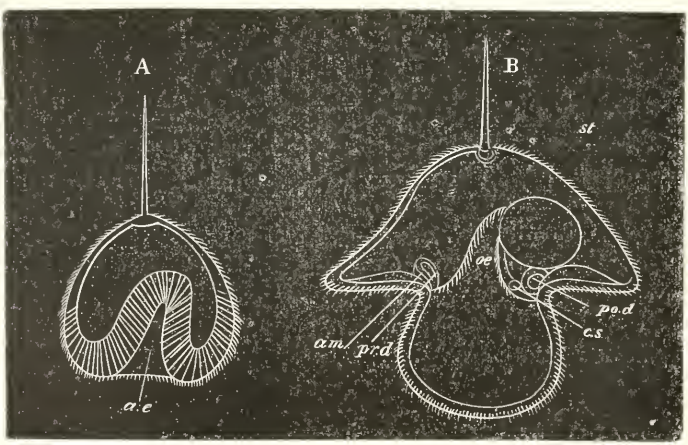


Fig. 96. — Deux stades du développement du Pilidium (d'après Metschnikoff) (*)

aplatie sur laquelle est située la bouche (fig. 96, A et B). Le sommet porte dans un grand nombre de formes un flagellum donnant à la larve l'aspect d'un casque. Dans d'autres formes, un paquet de longs cils remplace le flagellum (fig. 97), et dans d'autres encore, le flagellum n'est pas représenté. Lorsque l'invagination est achevée, un lobe se développe de chaque côté de la bouche et des lobes moins bien développés peuvent apparaître en avant et en arrière. Une bande ciliée apparaît sur le bord de la face ventale.

(*) *ae*, archentéron. — *oe*, œsophage. — *st*, estomac. — *am*, amnion. — *pr.d*, disque prostomial. — *po.d*, disque métastomial. — *cs*, sac céphalique.

Deux paires d'invaginations cutanées font alors leur apparition comme dans la larve de Desor, une en avant et l'autre en arrière de la bouche (fig. 96, B, *pr. d.* et *po. d.*), et chacune d'elles par l'occlusion de son orifice d'invagination forme un sac clos dont la paroi externe devient très mince et la paroi interne (correspondant à l'invagination tout entière de la larve de Desor) très épaisse. Les parois internes des quatre épaississements que je peux appeler disques se confondent alors, chaque disque se soudant d'abord avec son homologue et les deux paires se réunissant ensuite.

Une plaque germinative ventrale se constitue ainsi, puis s'étend peu à peu, enveloppant l'intestin du Pilidium pour former la peau de la future Némerte. La couche externe mince de chacun des disques suit le développement de la couche interne et forme un revêtement analogue à un amnios pour l'embryon qui se développe dans le Pilidium (fig. 97, *an*).

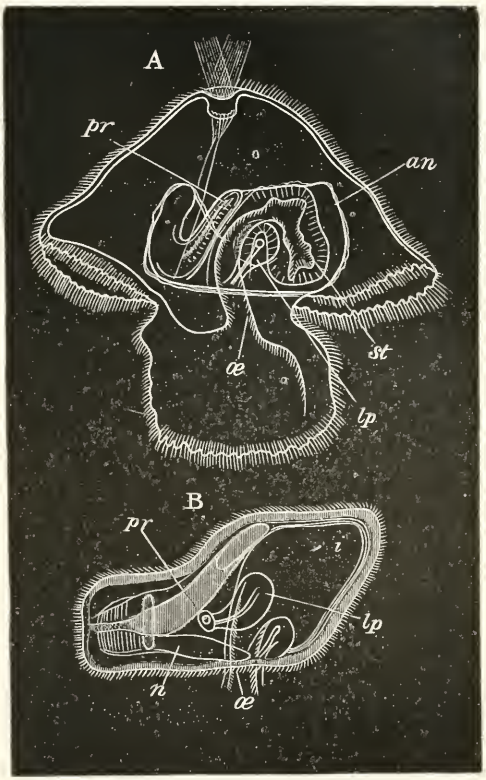


Fig. 97. — A, Pilidium avec une Némerte assez avancée. — B, embryon mûr de Némerte dans la position qu'il occupe dans le Pilidium (d'après Bütschli) (*).

Dans la jeune Némerte vermiforme, il se constitue de chaque côté du corps une diverticule de l'œsophage (fig. 97) qui finit par entrer en communication avec l'extérieur, par un canal cilié (1). La trompe se forme comme une invagination creusée au point où les deux disques antérieurs s'unissent en avant.

(1) Telle est l'opinion de Metschnikoff (n° 202), de Leuckart et Pagenstecher (n° 201), confirmée par Barrois, mais Bütschli (n° 193), bien que n'ayant pas observé les premiers stades de leur formation, les considère comme des invaginations de la peau de la Némerte.

(*) *œ*, œsophage. — *st*, estomac. — *i*, intestin. — *pr*, trompe. — *lp*, fossette latérale. — *an*, amnios. — *n*, système nerveux.

Lorsque la jeune Némerte est arrivée dans le Pilidium à un degré assez avancé de développement, elle se couvre de cils, commence à se mouvoir et enfin devient libre, et mène une existence indépendante, abandonnant son amnios dans le Pilidium qui continue à vivre pendant quelque temps.

Le système nerveux central (fig. 96) se développe ou avant ou après la mise en liberté de la Némerte, selon Metschnikoff comme un épaississement de l'épiblaste, la jeune Némerte est d'abord dépourvue d'anus.

Le développement de la Némerte dans le Pilidium est évidemment identique avec celui de l'embryon du *Lineus* dans le tégument larvaire, la formation de l'amnios dans le Pilidium constituant la seule différence importante qui puisse être signalée entre les modes d'origine de la jeune Némerte dans les deux types.

Dans l'état actuel de nos connaissances, toutes les formes qui se développent dans un Pilidium, ou suivant le type de Desor, appartiennent à la division des Némertiens sans stylets dans la trompe, désignés sous le nom d'Anopla.

Développement sans métamorphose. — Le plus grand nombre des Némertiens, y compris tous les Enopla, se développent sans métamorphose. Les observations qui ont été faites sur ce type ne sont pas très satisfaisantes, mais semblent indiquer que la formation de l'hypoblaste peut avoir lieu ou par invagination ou par délamination.

Des types chez lesquels la gastrula est due à une invagination ont été observés par Barrois (n° 192), Dieck (n° 196) et Hubrecht.

Les observations les plus complètes de Barrois ont porté sur l'*Amphiporus lactiflorcus* (de la division des Enopla) et celles de Dieck sur le *Cephalothrix galathea* (de la division des Anopla).

Une segmentation régulière est suivie par un stade de blastosphère avec une petite cavité de segmentation. Dans le type de Barrois, les extrémités internes des cellules de la blastophère se confondent en une sorte de syncytium. Une invagination peu profonde a lieu et les cellules qui y prennent part se séparent de l'épiblaste et se confondent avec le syncytium interne de la blastosphère. D'après Dieck, chez le *Cephalothrix*, la masse invaginée disparaît simplement.

Les données de Barrois sur la fusion du syncytium dérivé des cellules épiplastiques avec les cellules invaginées doivent être regardées comme très douteuses. La formation des feuillets germinatifs a lieu, d'après Barrois, par la séparation de la masse interne de cellules en mésoblaste et hypoblaste. La trompe dérive, suivant cet auteur, de tissus mésoblastiques. Dieck, au contraire, avec plus de probabilité, décrit la trompe comme formée par invagination. Chez le *Cephalothrix* un autre point mérite d'être noté, c'est que l'épiblaste primitif tout entier est rejeté. Peut-être faut-il reconnaître dans ce phénomène la dernière trace d'une métamorphose comparable à celle du type de Desor.

Des types à gastrula par délamination ont été étudiés par Barrois (n° 192)

et Hoffmann (n° 198) qui donnent l'un et l'autre un exposé circonstancié de leur développement.

La description de Hoffmann est particulièrement digne d'attention, ses observations ayant été en grande partie faites par la méthode des coupes. L'exposé des faits qui suit lui est emprunté. Ses observations ont porté sur le *Tetrastemma versicolor* et le *Tetrastemma* semble être le genre où ce mode de développement a été le plus complètement élucidé. Après une segmentation régulière l'embryon forme une masse cellulaire solide dont les éléments périphériques se distinguent bientôt en une couche épiblastique séparée. A ce moment la larve sort de l'œuf et les cellules épiblastiques se couvrent d'un revêtement ciliaire uniforme. A l'extrémité antérieure du corps est un paquet de longs cils et à l'extrémité postérieure des soies raides qui disparaissent bientôt.

La masse interne de cellules est encore complètement uniforme, mais comme la larve s'allonge, les plus externes se disposent en une couche columnaire constituant le mésoblaste. Des cellules situées en dedans du mésoblaste, les externes deviennent aussi columnaires et constituent les parois de la cavité digestive, tandis que les internes subissent la dégénérescence graisseuse et forment une sorte de vitellus nutritif. Pendant le reste du développement, l'embryon acquiert peu à peu les caractères de l'adulte sans métamorphose et la peau de la larve forme directement la peau de l'adulte. La bouche et l'anus se forment presque simultanément par une rupture centrifuge de la paroi entérique. Le système nerveux apparaît comme un épaississement de l'épiblaste que Hoffmann a pu voir sur des coupes. Hoffmann dit également que l'épithélium de la trompe se forme comme un diverticule de la cavité digestive et que sa gaîne est due à une formation mésoblastique spéciale.

Barrois est moins précis que Hoffmann dont il diffère sur certains points. Les descriptions données par Hoffmann relativement à la trompe sont importantes si elles sont exactes, mais demandent à être confirmées.

Malacobdelle. — Les premiers stades du développement du singulier Némertien ectoparasite, la Malacobdelle, ont été étudiés par Hoffmann (n° 199) par la méthode des coupes et son développement paraît être très semblable à celui du *Tetrastemma*.

La segmentation est uniforme et il n'y a pas de trace de cavité de segmentation. Au troisième jour après la fécondation, les cellules externes de l'embryon s'aplatissent, deviennent ciliées et se distinguent des autres cellules sphériques de l'embryon comme l'épiblaste. Avec l'apparition de cils commence la rotation de l'embryon. Au quatrième jour, l'embryon devient ovoïde et, à l'un des pôles, le futur pôle anal, l'épiblaste se sépare des cellules internes, donnant ainsi naissance à la cavité générale. Dans cette cavité sont situées un grand nombre de cellules éparses ovales qui bientôt deviennent étoilées et forment un réseau mésoblastique reliant la paroi du corps aux cellules centrales que l'on peut maintenant appeler l'hypoblaste. La cavité générale augmente de dimension, séparant l'épiblaste de l'hypoblaste partout excepté en un point, au pôle oral où, le cinquième jour, apparaît une couronne de longs cils. La masse hypoblastique interne solide se différencie en une couche cellulaire externe, le véritable épithélium glandulaire

de la cavité alimentaire et un noyau interne dont les cellules subissent bientôt la dégénérescence graisseuse et servent de vitellus nutritif.

Les derniers stades du développement et la formation de la trompe, etc., ne sont pas connus.

Considérations générales. — Parmi les types de larves rencontrés jusqu'ici chez les Némertiens, ceux à métamorphose, c'est-à-dire le type du Pilidium et le type de Desor, doivent être considérés comme primitifs. Mais, même chez le Pilidium, il y a des indices d'une grande abréviation dans le développement. Le Pilidium lui-même est probablement une forme ancestrale plus ou moins modifiée, tandis que le développement de la Némerte dans son intérieur doit être considéré comme la représentation très abrégée d'une longue série de changements par lesquels le Pilidium s'est graduellement transformé en un Némertien. La formation de la paroi du corps par quatre invaginations épiblastiques est un phénomène embryologique remarquable, auquel il n'est pas aisé de donner une explication satisfaisante, et il est probable que ce n'est qu'un processus d'accroissement secondaire semblable à la formation des disques imaginaux chez les larves de Diptères (Voy. le chapitre consacré aux Insectes) qui a eu son origine dans l'abbréviation du développement, à laquelle il vient d'être fait allusion. Le développement du type de Desor est évidemment une simplification du type du Pilidium, et ses particularités doivent s'expliquer par le fait que la première forme larvaire n'a pas d'existence libre. Les types sans métamorphose ont sans aucun doute un développement plus simplifié encore; ils sont cependant remarquables en ce qu'ils présentent, si l'on peut se fier aux descriptions existantes, des exemples de délamination et d'invagination coexistant dans des formes très voisines.

TRÉMATODES.

Les œufs des Trématodes consistent en un germe ou œuf véritable, enveloppé d'une masse de cellules vitellines qui se désagrègent et sont plus tard résorbées à des périodes variables du développement. Les observations d'Ed. van Beneden (n° 218) et de Zeller (n° 217), etc., ont montré que la segmentation est d'ordinaire complète, mais en général un peu irrégulière.

Malheureusement nous ne savons encore rien sur le mode de formation des feuillets germinatifs. Les embryons des formes entoparasites des Distomiens deviennent libres dans un état très imparfait et les œufs sont petits, tandis que chez les Polystomiens le développement est en général presque achevé avant l'éclosion, et les œufs sont gros. Il convient d'étudier séparément le développement de ces deux groupes.

Distomiens. — Les embryons des Distomiens sont pondus ou dans un endroit humide ou plus souvent dans l'eau. Dans le plus grand nombre des genres, les larves subissent une métamorphose compliquée, accompagnée d'alternances de générations. Mais pour quelques genres tels que les *Holostomum*, etc., l'histoire biologique n'a pas encore été tracée. Le nombre des espèces dont l'histoire biologique tout entière a été suivie est relativement faible; mais on en connaît des fragments suffisants pour nous donner le droit d'exposer certaines généralités qui sans doute se montreront exactes pour une vaste proportion des Distomiens.

Les larves sont d'ordinaire ciliées (fig. 97, A), mais quelquefois sont nues.

Les formes ciliées sont en général complètement couvertes de cils, mais chez le *Distomum lanceolatum* les cils sont limités à un espace situé à l'extrémité antérieure du corps au centre duquel est une épine médiane. Une tache pigmentaire en forme d'x, quelquefois pourvue d'un cristallin rudimentaire (*Monostomum mutabile*), est aussi en général située à la face dorsale.

Dans quelques cas il existe une cavité digestive plus ou moins complètement développée (*Monostomum capitellum, Amphistomum subclavatum*), mais d'ordinaire on peut seulement distinguer dans l'intérieur de la larve une masse cellulaire transparente entourée par une paroi plus ou moins distinctement délimitée et avec des canaux excréteurs ciliés.

Ed. van Beneden a montré que le revêtement cilié se développe pendant que l'embryon est encore dans l'œuf et longtemps avant que les cellules vitellines soient complètement absorbées. Il semblerait que, même avant l'éclosion, ce revêtement cilié est à un haut degré indépendant de la masse qu'il entoure. Dans la larve du *Monostomum mutabile* (fig. 97, A) qui présente un exemple d'un cas extrême de ce genre, il existe à l'intérieur de l'épiderme cilié un ver complètement développé indépendant.

Les larves non ciliées sont d'organisation moins élevée que les larves ciliées et sont revêtues d'une cuticule : leur extrémité antérieure est quelquefois pourvue d'une plaque circulaire armée de crêtes rayonnantes ou d'épines.

Les embryons nageant librement ou rampant, pénètrent dans ou sur le corps de quelque espèce d'Invertébré (accidentellement d'un Vertébré), d'ordinaire d'un Mollusque, pour y subir le premier stade de leur métamorphose. Ils peuvent, ou rester sur les branchies de leur hôte, ou très fréquemment ils se fraient un chemin dans l'intérieur de son corps. Bientôt après que les larves ont atteint une position convenable, l'épiderme tombe, et il apparaît une seconde forme larvaire développée dans l'intérieur de la première, comme une Némerte dans l'intérieur de la larve de Desor. Dans le cas du *Monostomum mutabile*, le nouveau Ver est, comme il a été établi plus haut, entièrement formé dans la larve ciliée au moment de l'éclosion.

Le Ver qui résulte de cette métamorphose présente différents caractères correspondant à ceux de la larve dont il procède. Si la larve originelle a un tube digestif, il en possède également un et se développe alors en la forme désignée sous le nom de *Rédie* (fig. 98, B et C).

La Rédie a en avant une bouche conduisant dans un pharynx musculaire, et de là dans un estomac aveugle. En arrière, le corps se prolonge en une sorte d'appendice caudal obtus, à l'origine duquel est une paire de papilles latérales. Il y a une cavité périviscérale, et la paroi du corps est traversée par des tubes excréteurs.

Si la larve originelle est dépourvue de cavité digestive, la seconde forme devient ce que l'on appelle un *Sporocyste*. Le Sporocyste est un simple sac allongé muni d'une cavité générale centrale; lorsqu'il résulte de la métamorphose d'un embryon cilié, ses parois sont pourvues de tubes excréteurs, mais ces tubes font défaut chez les Sporocystes dérivés de larves non ciliées. Quelques Sporocystes émettent de nombreuses branches qui pénètrent dans les viscères de leur hôte.

Les Rédies et les Sporocystes augmentent rapidement de dimension et quelquefois se multiplient par division transversale. Dans la suite de leur développement, il arrive de deux choses l'une. Ils peuvent ou développer de nouvelles Rédies ou de nouveaux Sporocystes, par un processus de bourgeonnement interne (fig. 98, C), ou bien former dans leur intérieur, par un processus analogue, des larves à longues queues appelées *Cercaires* (fig. 98, D). Le développement direct des Cercaires est le cas ordinaire, bien que le contraire soit vrai chez le *Distomum globiparum*, mais lorsqu'il n'en est pas ainsi, les Rédies ou les Sporocystes de seconde génération donnent naissance à des Cercaires.

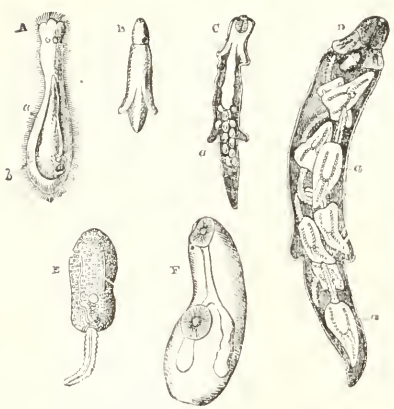


Fig. 98. — Divers stades de la métamorphose des Distomiens (empruntée à Huxley) (*).

Les Cercaires tirent leur origine de masses sphériques de cellules situées dans la cavité du Sporocyste ou de la Rédie. L'origine exacte de ces masses est encore un peu obscure, mais d'après Wagener (n° 212), elles dérivent de la paroi du corps. On doit probablement les regarder comme des bourgeons internes.

(*) A, larve cilice de *Monostomum mutabile*. — *a*, tegument larvaire. — *b*, Redie developpée dans son intérieur. — B, Rédie de *Monostomum mutabile*. C, Redie de *Distomum pacificum* avec germes d'une seconde génération de Rédies. — D, Rédie contenant des Cercaires. — E, Cercaire. — F, Distome adulte.

Les corps sphériques augmentent rapidement de dimension, leur extrémité postérieure se prolonge en un appendice qui constitue la queue, tandis que la partie antérieure forme le tronc. Complètement formé (fig. 98, E), le tronc a, à très peu près, l'organisation d'un Distome adulte. Il y a deux ventouses, l'une antérieure et l'autre ventrale; la première contient la bouche et est souvent pourvue d'une armature chitineuse spéciale. La bouche conduit dans un pharynx musculeux et celui-ci dans un tube digestif aveugle et bilobé. Il existe un système excréteur du type ordinaire chez les Trématodes, consistant en deux troncs longitudinaux contractiles continus en avant avec des canaux ciliés ramifiés qui, comme l'a récemment montré Bütschli, peuvent être pourvus d'orifices internes en forme d'entonnoirs ciliés (1). Les troncs contractiles s'unissent en arrière, mais au lieu de s'ouvrir directement à l'extérieur, se prolongent en un tube qui pénètre dans la queue, et, après un trajet plus ou moins long, se bifurque en deux branches qui s'ouvrent latéralement.

La queue est pourvue d'une tige axile de tissu connectif hyalin, semblable à la notochorde de la queue d'une larve d'Ascidie et présente souvent des expansions membraneuses; elle sert d'organe de natation. Au-dessous de l'épiderme sont des couches de fibres musculaires circulaires et longitudinales, les dernières dans la queue sont disposées en deux bandes.

Les Cercaires, quand elles sont complètement développées, se dégagent du Sporocyste ou de la Rédie, abandonnent leur hôte et deviennent libres. Dans la plupart des Rédies, il existe pour leur sortie un orifice spécial non loin de la bouche. Cet orifice fait défaut chez les Sporocystes, et les Cercaires sortent en traversant les parois de la larve.

Après avoir abandonné leur parent, les Cercaires arrivent dans le milieu extérieur et, pendant une courte période, mènent une existence indépendante. Bientôt cependant, elles pénètrent dans un nouvel hôte, et s'introduisent dans son corps en perforant ses téguments et ses organes, à l'aide de leur tête, surtout lorsqu'elle est armée de prolongements chitineux et des mouvements de leur queue.

Le deuxième hôte est d'ordinaire quelque Invertébré (Mollusque, Ver, Crustacé, larve d'Insecte, etc.), mais quelquefois aussi un Poisson, un Amphibien ou même une Plante. La queue tombe souvent au moment où la Cercaire pénètre dans son hôte, mais qu'il en soit ainsi ou non, la Cercaire, dès qu'elle a atteint dans les tissus de son hôte une position convenable, tombe dans un état de repos et s'entoure d'un kyste à plusieurs couches. L'armature céphalique et la queue, si elle existe encore, sont alors rejetées et les organes génitaux deviennent

(1) O. Bütschli. Bemerkungen üb. d. excretorischen Gefässapparat d. Trematoden (*Zoologischer Anzeiger*, 1879, n° 42).

peu à peu apparents, quoique très petits. Sous les autres rapports, l'organisation ne subit pas de changements considérables.

Quoique une Cercaire enkystée puisse rester quelques mois sans subir d'autre transformation, elle finit par mourir, si elle n'est introduite dans le corps d'un hôte permanent Vertébré, ce qui arrive d'ordinaire lorsque l'hôte dans lequel elle est enkystée est dévoré. Elle sort alors de son kyste à l'état de Trématode complètement formé, et ses organes génitaux atteignent rapidement leur développement complet.

Dans quelques cas, les Rédies et les Sporocystes ne donnent pas naissance à des Cercaires pourvues de queue, mais à des formes sans queue. Alors, en règle générale, l'enkystement a lieu dans l'hôte de la Rédie ou du Sporocyste, mais les larves sans queue passent par un stade libre comme les Cercaires. Dans le cas du *Distomum cygnoides*, parasite de la vessie de la Grenouille, la Cercaire se transforme directement dans l'hôte définitif, sans l'intervention d'un hôte intermédiaire.

L'histoire biologique d'un Trématode entoparasite typique peut se résumer de la manière suivante :

1° Il sort de l'œuf sous forme d'une larve libre ciliée ou non ciliée.

2° Cette larve arrive sur les branchies ou dans les tissus d'un Mollusque ou d'un autre hôte, se dépouille de son épiderme et devient une Rédie ou un Sporocyste.

3° Dans la cavité générale de la Rédie ou du Sporocyste, de nombreuses larves, pourvues d'une queue appelées Cercaires, se développent par un processus de bourgeonnement interne.

4° Les Cercaires abandonnent leur parent et leur hôte, et sont quelque temps libres, puis elles passent dans un deuxième hôte d'ordinaire invertébré et s'enkystent.

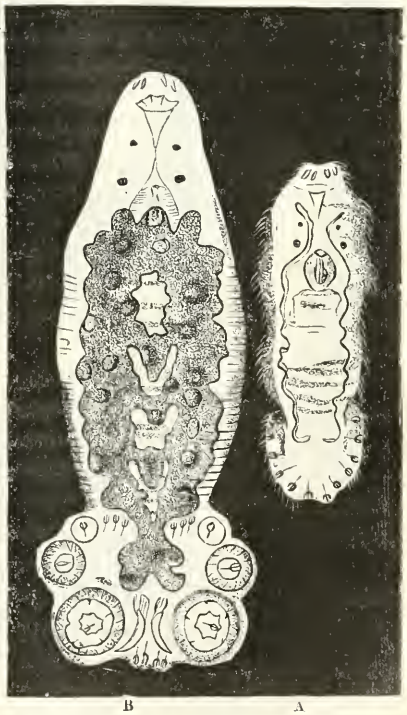
5° Si leur deuxième hôte est mangé par l'hôte vertébré de l'adulte de l'espèce, la forme enkystée devient libre et atteint la maturité sexuelle.

La plupart de ces stades sont simplement des parties d'une métamorphose compliquée, mais dans la coexistence du bourgeonnement larvaire (donnant naissance aux Cercaires ou à de nouvelles Rédies) avec la vraie reproduction sexuelle, il y a en outre une véritable alternance de générations.

Polystomiens. — Les œufs des Polystomiens sont d'ordinaire gros et peu nombreux et, dans la plupart des cas, pourvus d'appendices servant à les fixer. Quelques Polystomiens, comme le *Gyrodactylus*, sont cependant vivipares. Les jeunes sortent de l'œuf à un état presque parfait, et subissent au plus une légère métamorphose, mais non une alternance de générations. Quelques-uns cependant (*Polystomum*, *Diplozoon*) sont pourvus de cils temporaires, mais le nombre des espèces étudiées est trop petit pour déterminer si la

ciliation est la règle ou l'exception. Les larves ciliées ont une courte existence libre. Les cils se développent sur des cellules spéciales qui peuvent être disposées en bandes transversales, de la même manière que chez les larves d'un grand nombre de Chétopodes, mais ne sont pas dans les larves actuellement connues uniformément distribuées. Lorsque les larves libres deviennent parasites, les cellules ciliées disparaissent.

Chez le *Polystomum integerrimum*, qui vit dans la vessie urinaire de la *Rana temporaria*, les œufs, lorsqu'ils sont pondus, au printemps, tombent dans l'eau. La segmentation est complète et l'embryon lorsqu'il éclot possède la plupart des organes de l'adulte, mais présente certains caractères larvaires frappants. Il porte cinq anneaux de cellules ciliées; trois sont situés en avant et sont particulièrement développés sur la face ventrale, le troisième étant incomplet sur la face dorsale ; deux sont situés en arrière et particulièrement développés sur la face dorsale. L'extrémité antérieure porte une touffe de cils (fig. 99, A).



B A

Fig. 99. — Développement du *Polystomum integerrimum* (emprunté à O. Schmidt, d'après Zeller) (*).

La larve elle-même ressemble un peu à un Gyrodactyle adulte et possède un large disque postérieur armé de crochets et deux paires d'yeux qui persistent à l'état adulte. Après une certaine période d'existence libre, la larve se fixe sur les branchies d'un Têtard. Les anneaux de cellules ciliées disparaissent et quelques-unes des six ventouses de l'adulte commencent à se former sur le disque postérieur (fig. 99, B.) Lorsque la vessie urinaire du Têtard se développe le jeune Polystome suit le tube digestif jusqu'au cloaque et passe dans la vessie où il atteint lentement la maturité sexuelle. Lorsque la larve se fixe sur les branchies d'un très jeune Têtard, son développement est un peu plus rapide, conséquence d'une meilleure nutrition à cause de la délicatesse des branchies. Elle atteint alors son développement complet dans la cavité branchiale, et, quoique plus petite et pourvue d'organes génitaux organisés d'une manière différente de la forme normale, élabore des produits génitaux et meurt sans passer dans la vessie. (Voy. Zeller, nos 216 et 217.)

(*) A, embryon immédiatement après l'éclosion. — B, jeune Polystome possédant déjà ses six ventouses, les deux postérieures encore très petites.

Les œufs du *Diplozoon*, forme parasite des branchies des Poissons d'eau douce (*Phoxinus*, etc.), sont pourvus d'un long filament spiral (Zeller, n° 215). L'embryon présente cinq espaces ciliés, quatre latéraux et un postérieur. La forme jeune est désignée sous le nom de *Diporpa*. La maturité sexuelle n'est atteinte qu'après que deux individus se sont unis d'une manière permanente. Ils s'unissent par la ventouse ventrale de chacun d'eux qui se fixe à la papille

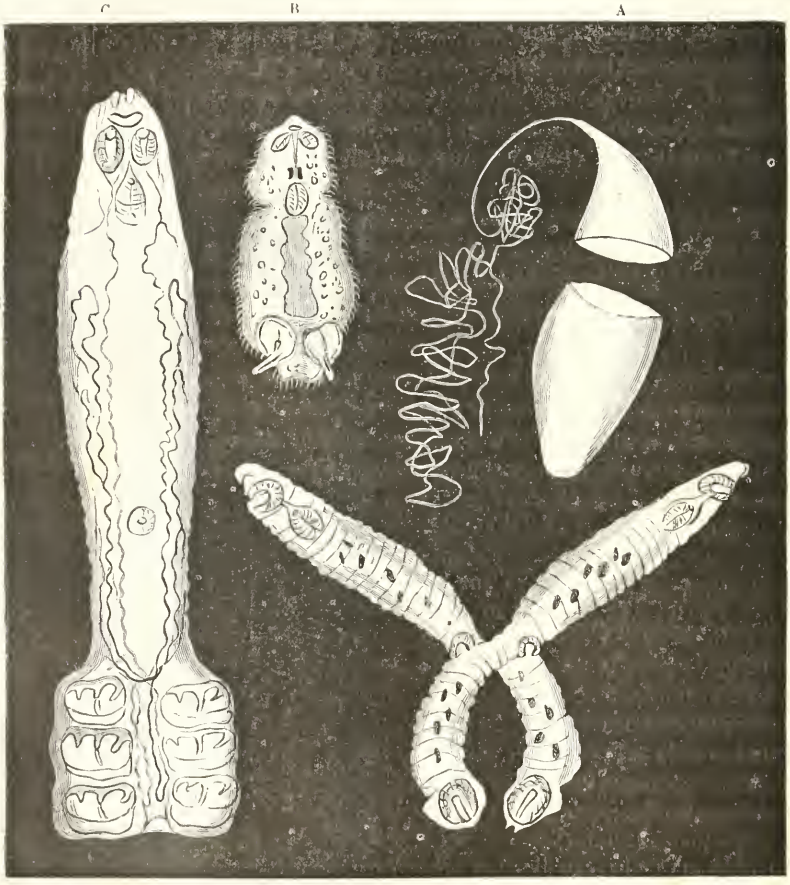


Fig. 100. — Développement du *Diplozoon paradoxum* (emprunté à O. Schmidt d'après Zeller) (*).

dorsale de l'autre individu. Plus tard, ces parties entrent en coalescence et les ventouses ventrales disparaissent.

Le *Gyrodactylus*, parasite comme le *Diplozoon* des branchies des Poissons d'eau douce (*Gasterosteus*, etc.), est remarquable par son mode de reproduction. Il est vivipare, produisant un seul jeune à la fois et, ce qui est plus remarquable, le jeune encore renfermé dans le parent produit un autre jeune qui lui-même en produit un troisième, de sorte qu'il peut y avoir à la fois

(*) A, coque de l'œuf après la sortie de l'embryon. — B, embryon sortant de l'œuf. — C, *Diporpa*. — D, deux Diporpa conjuguées en un *Diplozoon*.

trois générations emboîtées dans le parent. Il semble probable que la seconde et la troisième générations sont produites asexuellement, les organes génitaux n'étant pas encore développés, tandis que le jeune Gyrodactyle de première génération sort d'un œuf fécondé (Wagener, n° 214).

CESTODES.

La plupart des anatomistes s'appuyant sur les caractères de l'organisation ont insisté sur les affinités des Cestodes avec les Trématodes. L'existence de formes intermédiaires telles que l'*Amphilina* tend à fortifier cette opinion et les ressemblances frappantes des deux groupes dans la structure de l'œuf et les caractères de la métamorphose me paraissent rendre tout doute à cet égard impossible.

L'œuf mûr est formé d'un très petit germe enveloppé de cellules vitellines, le tout étant entouré d'une membrane très délicate dans la plupart des formes, mais qui dans certains types a une consistance plus grande et est pourvue d'un orifice fermé d'un opercule qui sert à la sortie de la larve.

Le premier développement jusqu'à la formation de l'embryon hexacanthe a généralement lieu dans l'utérus, mais dans les types à coque résistante, il s'effectue après que l'œuf a été pondu dans l'eau.

La segmentation (1) est complète (Ed. van Beneden, n° 218, Metschni-

(1) La formation de l'embryon hexacanthe a été récemment étudiée par Ed. van Beneden. Chez le *Tænia serrata* et le *T. saginata*, la segmentation est irrégulière dès le début et le germe se divise en deux cellules : l'une appelée *cellule granuleuse* dont le protoplasma est rempli de globules réfringents persistera sans se diviser jusqu'à la fin de la vie embryonnaire ; l'autre, qui seule doit former l'embryon, se divise en deux grosses cellules (*macromères*) qui en produisent de petites (*micromères*). Lorsque les cellules sont arrivées au nombre de seize, trois d'entre elles, plus grosses se disposent en une calotte coiffant la masse des autres petites cellules, puis s'étendent de façon à l'envelopper complètement ; leurs contours disparaissent et leur corps cellulaire se remplit d'une substance albuminoïde d'où le nom de *couche albuminogène* (fig. 101, *al*) donné à cette couche dans laquelle est englobée la cellule granuleuse (*g*).

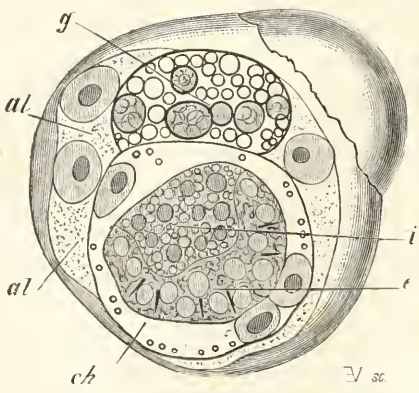


Fig. 101. — Œuf de *Tænia serrata* après la formation de l'embryon hexacanthe (d'après Ed. van Beneden) (*).

Dans la masse interne se différencient encore 3, 4 ou 5 cellules qui, s'étendant comme les premières, constituent à l'embryon une seconde enveloppe, la *couche chitinogène* (*ch*) sécrétant l'*enveloppe chitineuse* qui peut elle-même se différencier en trois couches.

Enfin l'embryon hexacanthe est constitué par deux couches cellulaires ; l'une (*e*)

(*) *g*, cellule granuleuse. — *al*, couche albuminogène. — *ch*, couche chitinogène. — *e*, couche externe de l'embryon hexacanthe. — *i*, couche interne de l'embryon hexacanthe.

koff, n° 228) et pendant qu'elle s'effectue, les cellules vitellines entourant le germe sont peu à peu résorbées, de sorte que la masse des sphères de segmentation augmente de volume jusqu'à ce que, à la fin de la segmentation, elle remplisse presque complètement la coque de l'œuf.

Comme Kölliker l'a, le premier, montré pour le *Bothriocephalus Salmonis*, les cellules embryonnaires se séparent à la fin de la segmentation en une couche superficielle et une masse centrale.

La suite du développement a lieu suivant deux types. Dans les cas où la coque de l'œuf est épaisse et où l'œuf est pondu avant la formation de l'embryon, il se développe une larve ciliée (*Bothriocephalus latus*, *B. ditremus*, *Schistocephalus dimorphus*, *Ligula simplicissima*, etc.)(1).

Le *Bothriocephalus latus* peut être pris pour type de ces formes.

Le développement de l'embryon demande plusieurs mois pour s'achever. La couche externe devient ciliée après que la masse centrale s'est déjà développée en un embryon hexacanthe. L'embryon sort de sa coque par l'orifice operculaire et pendant quelque temps nage rapidement à l'aide de ses longs cils. L'enveloppe ciliée est enfin rejetée et l'embryon hexacanthe mis à nu.

Dans le second type d'embryon, la couche cellulaire externe ne devient pas ciliée. Cette disposition est la plus générale et se rencontre même dans un grand nombre d'espèces de *Bothriocephalus*.

La masse cellulaire centrale se développe, comme dans le premier type, en un embryon à six crochets (rarement quatre) (fig. 102, G), mais la couche superficielle se sépare de la masse centrale et ou disparaît, ou bien constitue (*Bothriocephalus proboscideus*) une couche cuticulaire. Entre l'embryon hexacanthe et la couche cellulaire externe se déposent une ou plusieurs membranes épaisses (Ed. van Beneden). Les œufs sont expulsés du tube digestif de l'hôte dans le proglottis et transportés dans des situations diverses, sur la terre ou dans l'eau. Ils restent d'ordinaire dans le proglottis, enveloppés par leur coque épaisse

formée de cellules plus foncées à gros noyaux donne naissance aux trois paires de crochets; elle entoure presque complètement la masse interne (*i*) plus pâle, à plus petits noyaux; qui n'arrive à la surface que sur un espace circulaire très circonscrit. Van Beneden ne se prononce pas sur les rapports possibles de ces deux couches avec les feuillets primordiaux de la gastrula *.

Les descriptions données par Moniez, qui a également observé les premiers phénomènes du développement d'un grand nombre de Cestodes sont assez différentes de celle qui précède. Dans certains cas (*Tænia cucumerina*, *T. multistriata*), il a vu des globules polaires de forme et de situation ordinaires; dans d'autres (*Tænia serrata*, *T. expansa*), il considère comme tels les noyaux de ce qu'il appelle les masses vitellines, éléments qui semblent correspondre à la cellule granuleuse et peut-être à l'une des cellules de la couche albuminogène de van Beneden **. (*Trad.*)

(1) Pour la liste des formes de ce genre actuellement connues voy. Willemœs. Suhm (n° 231).

* Ed. van Beneden. Recherches sur le développement embryonnaire de quelques Ténias (*Archives de biologie*, II, p. 183, 1881).

** R. Moniez. Mémoires sur les Cestodes (*Trav. de l'Inst. zool., de Lille*, III, 1881). (*Trad.*)

jusqu'à ce qu'il soit introduit dans le tube digestif d'un hôte convenable, ou sont avalés directement après la mort et la décomposition du proglottis. Ils éclosent ensuite après que la coque a été ramollie par l'action des fluides digestifs.

Avant d'exposer leur histoire ultérieure il convient de faire remarquer la ressemblance qui existe entre les premiers stades du développement des Cestodes, spécialement dans les cas des larves ciliées, et ceux des Trématodes.

Dans les deux cas, il y a une larve ciliée et dans les deux cas dans l'enveloppe ciliée se développe une seconde larve qui est mise en liberté par la chute de cette enveloppe.

Ce type de développement a en outre de nombreuses analogies avec celui de la larve de Desor des Némertiens (Voy. p. 181) (Cf. Metschnikoff), et est probablement, comme lui, le tableau abrégé d'une longue histoire.

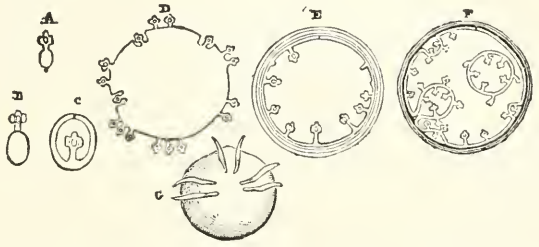


Fig. 102. — Diagrammes de différents stades du développement des Cestodes (emprunté à Huxley) (*).

L'hôte dans lequel doit pénétrer l'embryon hexacanthe est rarement le même que l'hôte de la forme sexuée. Les embryons arrivés dans le tube digestif d'un tel hôte y deviennent libres s'ils étaient auparavant enfermés dans la coque de l'œuf : ils traversent, probablement à l'aide de leurs crochets, la paroi du tube digestif et sont transportés par le sang ou de toute autre manière dans un point convenable pour y subir leur prochaine transformation. Ce point peut être le foie, les poumons, les muscles, le tissu conjonctif ou même le cerveau (*Cœnurus cerebralis* du cerveau des Moutons).

Là ils sont entourés par un dépôt granuleux provenant des tissus environnants qui à son tour est enveloppé d'un revêtement conjonctif. Dans sa cavité est logé l'embryon solide dont les crochets, dans un grand nombre de cas, disparaissent ou deviennent impossibles à mettre en évidence. Dans d'autres formes, comme le *Cysticercus limacis*, ils restent visibles et marquent alors le pôle antérieur du Ver (fig. 104, A, *c*). La partie centrale du corps se transforme ensuite en une substance

(*) A, Cysticerque. — B et C, Cysticerques avec la tête évaginée (B) et invaginée (C). — D, Cœnure. — E et F, Echinocoque. Il est très probable que la paroi du kyste ne développe pas directement des têtes de Tænia comme le représente le diagramme. — G, embryon hexacanthe.

formée de vésicules claires non nucléées. En même temps, l'embryon augmente rapidement de volume : une cuticule est sécrétée par sa couche superficielle dans laquelle se différencie également une couche externe de fibres musculaires circulaires et une couche interne de fibres longitudinales; en dedans d'elles se forme une couche de cellules granuleuses.

Avec l'accroissement rapide du corps, il se forme une cavité centrale qui se remplit de liquide et l'embryon prend la forme d'une vésicule. En même temps, un système de canaux excréteurs s'ouvrant quelquefois par un pore postérieur apparaît dans la paroi de la vésicule.

L'embryon à ce stade est désigné sous le nom de *Ver cystique* ou d'*Hydatide* et peut être comparé presque en tous points avec le sporocyste d'un Trématode (Huxley).

Le premier changement important consiste ensuite dans le développement d'une tête qui sera la tête du Tænia adulte. Elle se forme dans une involution de la paroi externe de l'extrémité antérieure du ver cystique formant dans sa cavité une saillie papilliforme avec cavité axiale ouverte par un pore à la surface extérieure. La couche de cellules qui constitue la papille se divise bientôt en deux lames dont l'externe lui forme une sorte de membrane de revêtement. La papille elle-même prend alors la forme d'une tête de Cestode qui se développe dans une position renversée. Les ventouses et les crochets, lorsqu'il y en a, se forment à la surface de la cavité axiale de la papille qui est la vraie surface externe morphologique tandis que ce qui semble être la surface externe apparente de la papille est ce qui formera l'intérieur de la tête d'abord creuse. Avant que l'armature externe de la tête ne soit établie apparaissent quatre canaux excréteurs longitudinaux en continuité avec ceux du corps de l'hydatide, ils sont réunis par un canal circulaire au sommet de la tête. Le développement n'est pas achevé avec la formation de la tête, mais la papille invaginée continue tout entière à s'accroître en longueur et donne naissance à ce qui plus tard devient une partie du tronc. La papille tout entière se retourne et le Cestode se montre alors constitué (fig. 103) par une tête et un tronc non segmenté terminé par une vésicule, le corps du ver cystique. On donne alors à la larve le nom de *Cysticerque*. Le nom de *scolex*, qui est quelquefois également employé, doit être appliqué seulement à la tête et au tronc. La tête diffère surtout de celle de l'adulte en ce qu'elle est creuse.

Fig. 103. — *Cysticercus cellulosæ* (emprunté à Davaine).

Il y a de grandes variations dans les dimensions relatives de la tête et de la vésicule des Cysticerques. Dans quelques formes, la vésicule est très petite (fig. 104), comme dans le *Cysticercus limacis*, elle est de taille moyenne chez le

Cysticercus cellulosæ (fig. 103) et dans quelques formes est beaucoup plus grande. Les crochets embryonnaires, lorsqu'ils persistent, se trouvent au point de jonction du tronc et de la vésicule (fig. 104, A, c). Quoique la majorité des vers cystiques développent seulement une tête, il n'en est pas toujours ainsi. Un ver cystique qui se trouve dans le cerveau des Moutons, appelé *Cœnurus cerebralis*, larve du *Tænia cœnurus*, parasite de l'intestin du Chien, fait exception à cette règle. Il apparaît d'abord un groupe de trois ou quatre têtes, puis enfin il s'en développe plusieurs centaines (fig. 102, D). Elles sont disposées par groupes à un pôle (antérieur?) du ver cystique.

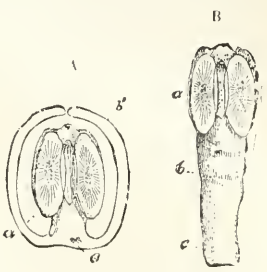


Fig. 104. — Cysticerque à vésicule caudale petite (*).

Une forme de ver cystique plus compliquée encore, est celle appelée Echinocoque, parasite dans le foie, les poumons, etc., de l'Homme et de divers Ongulés domestiques. A l'état adulte, elle porte le nom de *Tænia echinococcus*, et vit dans l'intestin du Chien. Le ver cystique, dérivé de l'embryon hexacanthe, a d'ordinaire une forme sphérique et est enveloppé par une cuticule très épaisse (fig. 102, E et F, fig. 105). Il ne donne pas lui-même directement naissance à des têtes de Tænia, mais, lorsqu'il est arrivé à une certaine dimension, il se forme à la face interne de ses parois de petites protubérances qui bientôt constituent des vésicules rattachées à la paroi du kyste, par des pédoncules grêles (fig. 102, F et 105, C) ; l'intérieur de ces vésicules sécrète une cuticule. C'est dans ces vésicules secondaires que se forment les têtes. Selon Leuckart, ou elles se développent comme des diverticules de la paroi de la vésicule sur la face interne desquels se forme l'armature, puis s'invaginent plus tard et restent attachés à la paroi de la vésicule par un mince pédoncule, ou bien elles se montrent dès l'abord comme des projections papilliformes, faisant une saillie dans la lumière de la vésicule sur le côté externe de laquelle se forme l'armature. Les observateurs récents admettent seulement le second de ces modes de développement. La larve Echinocoque, outre ces vésicules produisant des têtes, donne également naissance par bourgeonnement à de

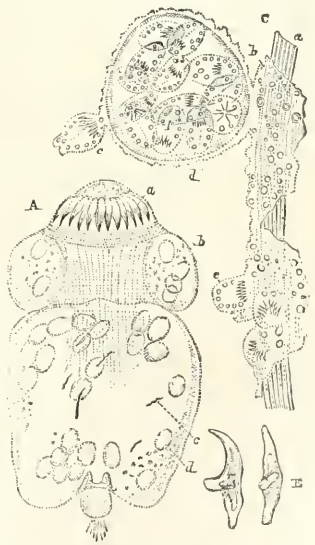


Fig. 105. — *Echinococcus veterinorum* (emprunté à Huxley) (**).

(*) A, tête invaginée. — B, tête évaginée. — *a*, scolex. — *b*, vésicule caudale. — *c*, (dans A) crochets de l'embryon.

(**) A, tête ou scolex du Tænia. — *a*, crochets. — *b*, ventouses. — *c*, cils dans le canal aquifère. — *d*, corpuscules réfringents de la paroi du corps. — B, crochets isolés. — C, portion de kyste. — *a*, cuticule. — *b*, paroi membraneuse du kyste primaire. — *c* et *e*, têtes de scolex. — *d*, kyste secondaire.

nouveaux kystes qui ressemblent sous tous les rapports au kyste parent. Ces kystes peuvent se détacher ou à l'intérieur (fig. 105, F), ou en dehors du parent. Ils paraissent dériver, dans la plupart des cas, des parois du kyste parent, mais il y a quelques discordances dans les diverses descriptions du phénomène. Dans les kystes de seconde génération, il se produit des vésicules dans lesquelles se forment de nouvelles têtes. A mesure que le kyste primitif s'accroît, il devient nécessairement de plus en plus compliqué et le nombre des têtes auxquelles une seule larve peut donner naissance est, de cette manière, presque illimité.

Les cysticerques peuvent rester longtemps sans se développer davantage, et l'on a des exemples dans l'espèce humaine d'individus infestés par un kyste d'Echinocoque pendant plus de trente ans. Cependant lorsque le cysticerque pourvu de sa tête est entièrement développé, il est prêt à être porté dans son hôte final. Cela a lieu d'ordinaire lorsque la partie de l'animal qui héberge les cysticerques est mangée par l'hôte en question. Dans le tube digestif de l'hôte final, la capsule de tissu conjonctif est digérée, puis il en est de même de l'appendice caudal vésiculaire, tandis que la tête avec ses ventouses et ses crochets se fixe aux parois de l'intestin. La tête et le tronc rudimentaires qui jusque là ont été creux deviennent solides par le dépôt d'un tissu axile et le tronc se divise bientôt en segments appelés *proglottis* (fig. 106, B). Ces segments ne se forment pas dans le même ordre que ceux des Chétopodes : le plus jeune d'entre eux est celui qui est le plus voisin de la tête et le plus vieux, celui qui en est le plus éloigné. Chaque segment paraît être en réalité un individu sexué et est capable de se détacher et de mener pendant quelque temps une existence indépendante. Dans quelques cas, comme chez le *Cysticercus fasciolaris*, la segmentation du tronc peut se montrer lorsque la larve est encore dans l'hôte intermédiaire.

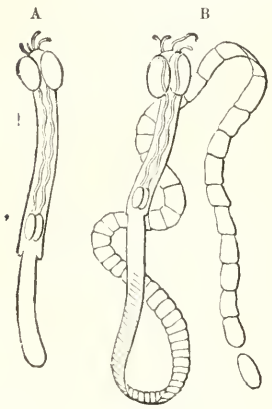


Fig. 106. — *Tetrarhynchus* (emprunté à Gegenbaur, d'après van Beneden) (*).

Les stades de l'évolution des Cestodes peuvent se résumer brièvement de la manière suivante :

1° Stade à épiderme embryonnaire ou cilié (*Bothriocephalus*, etc.), ou encore contenu dans la coque de l'œuf. Ce stade correspond au stade larvaire cilié des Trématodes.

2° Stade d'embryon hexacanthe après la mue de l'épiderme embryonnaire. Pendant ce stade, l'embryon est transporté dans la cavité digestive de son hôte intermédiaire, se fraie un chemin dans ses tissus et s'enkyste.

(*) A, stade asexué. — B, stade sexué avec proglottis mûrs.

3° Il se développe pendant le stade enkysté en un ver cystique équivalent au sporocyste des Trématodes.

4° Le ver cystique encore enkysté développe une tête pourvue de ventouses et de crochets et devient un cysticerque. Dans quelques formes (*Cœnurus*, *Echinococcus*) la reproduction par bourgeonnement a lieu à ce stade. La tête et le tronc sont désignés sous le nom de scolex.

5° Le cysticerque est transporté dans le deuxième hôte ou hôte permanent, le tissu qu'il habite étant mangé par lui. La vésicule, reste du ver cystique, est digérée et, par un processus de bourgeonnement successif, la tête donne naissance à une chaîne de proglottis sexués et reste elle-même asexuée.

Ce développement doit être considéré comme une métamorphose compliquée, produite secondairement par les nécessités de l'état parasite, à laquelle est surajoutée une alternance de générations sexuelles et gemmipares. L'alternance de générations a seulement lieu au dernier stade du développement lorsque la tête, dépourvue d'organes génitaux, produit par bourgeonnement une chaîne de formes sexuées dont les embryons, après avoir passé par une métamorphose compliquée, redeviennent des têtes de Cestodes.

Dans les cas du Cœnure et de l'Échinocoque, deux ou un plus grand nombre de générations asexuées sont intercalées entre les générations sexuées.

Peut-être la production de la tête du Tænia par le ver cystique peut-elle être regardée comme un cas de bourgeonnement. Il y a quelques raisons pour comparer le scolex à la Cercaire des Trématodes (Cf. *Archigetes*).

Comme on pouvait le prévoir d'après le caractère de la métamorphose des Cestodes, les deux hôtes nécessaires pour le développement, sont d'ordinaires rattachés par cette relation que l'hôte final fait sa proie de l'hôte intermédiaire. Un exemple bien connu est fourni par le Cochon dont les muscles peuvent être infestés par le *Cysticercus cellulosæ* qui devient le *Tænia solium* de l'Homme. De même un Cysticerque infestant les muscles du Bœuf devient le *Tænia mediocanellata* de l'Homme. Le *Cysticercus pisiformis* du Lapin devient le *Tænia serrata* du Chien. Le *Cœnurus cerebralis* du cerveau du Mouton devient le *Tænia cœnurus* du Chien. L'Echinocoque de l'Homme et des Herbivores domestiques devient le *Tænia echinococcus* du Chien.

Des vers cystiques infestent non seulement les Mammifères, mais des Vertébrés inférieurs, divers Poissons qui font la nourriture d'autres Poissons et des Invertébrés susceptibles d'être mangés par des Vertébrés. Jusqu'ici, à l'exception de l'*Archigetes*, tous les Cestodes connus atteignent leur maturité sexuelle dans le tube digestif des Vertébrés.

La règle qui veut que l'hôte intermédiaire ne soit pas le même que l'hôte final ne paraît pas être sans exception. Redon (1) a montré par des expériences

(1) Redon. Expériences sur le développement rubannaire du cysticerque de l'homme (*Ann. des sc. nat.*, 6e série VI, 1877).

sur lui-même qu'un *Cysticercus cellulosæ* pris sur un Homme se développe en *Tænia solium* dans l'intestin d'un Homme. Redon a avalé quatre kystes pris sur le cadavre d'un Homme, et, trois mois après, a rejeté quelques proglottis et plus tard la tête d'un *Tænia solium*.

On connaît quelques variations importantes du développement typique.

La tête ou scolex peut se former sans l'intervention d'un stade cystique. Chez l'*Archigetes* (Leuckart, n° 227) qui, à l'état de cysticerque, vit dans la cavité générale de divers Invertébrés (*Tubifex*, etc.), l'embryon hexacanthe s'allonge et se divise en deux régions, dont l'une forme la tête, tandis que l'autre, avec les six crochets embryonnaires, forme un appendice homologue à la vésicule caudale des autres cysticerques.

L'embryon du *Tænia elliptica* donne de même naissance à un cysticerque parasite du pou du Chien (*Trichodectes canis*) sans passer par un état vésiculaire, mais la vésicule caudale disparaît, de sorte qu'il forme simplement un scolex. Ces cas peuvent, à mon avis, être considérés probablement comme plus primitifs que les cas ordinaires où l'état cystique a été exagéré en conséquence de la vie parasite.

Dans quelques cas, la larve d'un Tænia mène une existence libre à l'état de scolex. Une forme de ce genre, la larve du *Phyllobothrium* (1), a été observée par Claparède. Cette larve n'était pas ciliée et manquait de vésicule caudale, elle était sans aucun doute en migration active de son hôte intermédiaire à son hôte permanent.

Des formes de scolex dépourvues de vésicule caudale se trouvent dans la cavité du manteau des Céphalopodes et semblent occuper un hôte intermédiaire dans leur passage de l'hôte du ver cystique à celui de la forme sexuée.

L'*Archigetes* dont il a déjà été parlé, atteint, comme l'a démontré Leuckart (n° 227), la maturité sexuée à l'état de cysticerque et présente ainsi un exemple intéressant de pædogénèse. On ne sait pas d'une manière certaine si, dans des circonstances normales, il atteint l'état de maturité dans un autre hôte.

Amphilina. — Les premiers stades de cette forme intéressante ont été étudiés par Salensky (n° 229) et montrent des affinités très nettes avec ceux des véritables Cestodes. Un tégument embryonnaire provisoire se forme comme chez les Cestodes et il apparaît également des cellules polaires. Dans le tégument provisoire, se forme un embryon à dix crochets. Après l'éclosion, le tégument provisoire est tout d'abord rejeté et la larve alors revêtue d'une couche de cils très fins devient libre. La suite de la métamorphose n'est pas connue.

Turbellariés.

(181) Alex. Agassiz. On the young stages of a few Annelids (*Planaria angulata*) (*Annals Lyceum Nat. Hist. of New York*, VIII. 1866).

(182) Dalyell. *Powers of the Creator.*

(183) C. Girard. Embryonic development of *Planocera elliptica* (*Jour. of Acad. of Nat. Sci.* Philadelphia. New Series, II. 1854).

(184) Alex. Götte. Zur Entwicklungsgeschichte d. Seeplanarien (*Zoologischer Anzeiger*, (n° 4). 1878).

(1) *Beobachtungen üb. Anat. u. Entwick. Wirbell. Thiere.* Leipzig, 1863.

(185) P. Hallez. Contributions à l'histoire naturelle des Turbellariés (*Trav. de l'instit. zool. de Lille.* 1879).

(186) Knappert. Bijdragen tot de Ontwikkelings-Geschiedenis der Zoetwater-Planarien (*Provinciaal Utrechtsch Genootschap van Kunsten en Wetenschappen*). Utrecht, 1865.

(187) W. Keferstein. Beiträge z. Anat. u. Entwick. ein. Seeplanarien von St. Malo (*Abh. d. königl. Gesell. d. Wiss. zu Göttingen.* XIV. 1868).

(188) El. Metschnikoff. Untersuchungen üb. d. Entwicklung. d. Planarien (*Notizen d. neurussischen Gesellschaft d. Naturforscher.* Odessa, V. 1877). Hoffman und Schwalbe's *Bericht* pour 1878.

(189) H. N. Moseley. On *Stylochus pelagicus* and a new species of pelagic Planarian, with notes on other pelagic species, on the larval forms of *Thysanozoon*, etc. (*Quart. Journ. of Micr. Science*, XVII. 1877).

(190) J. Müller. Ueber eine eigenthümliche Wurmlarva a. d. Classe d. Turbellarien, etc. (*Müller's Archiv f. Anat. u. Phys.* 1850).

(191) J. Müller. Ueber verschiedene Formen von Seethieren (*Müller's Archiv f. Anat. und Phys.* 1854).

Némertiens.

(192) J. Barrois. L'Embryologie des Némertes (*An. Sc. nat.*, 6e série, VI. 1877).

(193) O. Bütschli (*Archiv f. Naturgeschichte.* 1873).

(194) A. Krohn. Ueb. Pilidium u. Actinotrocha. (*Müller's Archiv.* 1858).

(195) E. Desor. Embryology of Nemertes (*Proceedings of the Boston Nat. History Society*, VI. 1848).

(196) G. Dieck. Entwicklungsgeschichte d. Nemertinen (*Jenaische Zeitschrift*, VIII. 1874).

(197) C. Gegenbaur. Bemerkungen üb. *Pilidium gyrans*, etc. (*Zeitschrift für wiss. Zool.*, V. 1854).

(198) C. K. Hoffmann. Entwicklungsgeschichte von *Tetrastemma tricolor* (*Niederländisches Archiv*, III. 1876, 1877).

(199) C. K. Hoffmann. Zur Anatomie und Ontogenie von *Malacobdella* (*Niederländisches Archiv*, IV. 1877).

(200) W. C. Mc Intosh. *British Annelids. The Nemerteans.* Ray Society, 1873-4.

(201) Leuckart u. Pagenstecher. Untersuchungen üb. niedere Seethiere (*Müller's Archiv.* 1858).

(202) E. Metschnikoff. Studien üb. die Entwicklung d. Echinodermen u. Nemertinen (*Mém. Acad. imp. Pétersbourg*, VII, t. XIV, n° 8, 1869).

Trématodes.

(203) T. S. Cobbold. *Entozoa.* Londres, Groombridge and Son, 1864.

(204) T. S. Cobbold. *Parasites; a Treatise on the Entozoa*, etc. Londres, Churchill. 1879.

(205) Filippi. Mém. p. servir à l'histoire génétique des Trématodes (*Ann. Scien. nat.* 4e sér., II. 1854, et *Mem. Acad. Torino.* 1855-1859).

(206) R. Leuckart. *Die menschlichen Parasiten*, I. 1863, p. 485 et seq.

(207) H. A. Pagenstecher. *Trematoden u. Trematodenlarven.* Heidelberg, 1857.

(208) C. Th. von Siebold. *Lehrbuch d. vergleich. Anat. wirbelloser Thiere.* Berlin, 1848. Trad. franc. *Manuel d'anatomie comparée.* Paris, 1850.

(209) J. J. S. Steenstrup. *Generationswechsel.* 1842.

(210) R. v. Willemoes-Suhm. Zur Naturgeschichte d. *Polystomum integerrimum*, etc. (*Zeit. f. wiss. Zool.*, XXII. 1872).

(211) R. v. Willemoes-Zuhm. Helminthologische Notizen III (*Zeit. f. wiss. Zool.*, XXIII. 1873). On trouvera dans ce mémoire un résumé des observations connues et de la littérature.

(212) G. R. Wagener. *Beiträge zur Entwicklungsgeschichte d. Eingeweidewürmer.* Haarlem, 1855.

(213) G. R. Wagener. Helminthologische Bemerkungen, etc. (*Zeit. f. wiss. Zool.*, IX. 1850.)

(214) G. R. Wagener. Ueb. *Gyrodactylus elegans* (*Archiv f. Anat. u. Phys.* 1860).

(215) E. Zeller. Untersuchungen üb. d. Entwicklung. d. *Diplozoon paradoxum* (*Zeit. f. wiss. Zool.*, XXII. 1872).

(216) E. Zeller. Untersuchungen ü. d. Entwick. u. Bau d. *Polystomum integerrimum* (*Zeit. f. wiss. Zool.*, XXII. 1876).

(217) E. Zeller. Weitere Beiträge z. Kenntniss d. Polystomen (*Zeit. f. wiss. Zool.*, XXVII. 1876).

Cestodes.

(218) Ed. van Beneden. Recherches sur la composition et la signification de l'œuf (*Mém. cour. Acad. roy. Belgique*, XXXIV. 1868).

(219) P. J. van Beneden. Les vers Cestoïdes considérés sous le rapport physiologique, embryogénique, etc. (*Bul. Acad. Scien. Bruxelles*, XVII. 1850).

(220) T. S. Cobbold. *Entozoa*. Londres. Groombridge and Son. 1864.

(221) T. S. Cobbold. *Parasites; a treatise on the Entozoa*, etc. Londres. Churchill, 1879.

(222) T. H. Huxley. On the Anatomy and Development of *Echinococcus veterinorum* (*Proc. Zool. Soc.*, XX. 1852).

(223) J. Knoch. Die Naturgesch. d. breiten Bandwürmer (*Mém. Acad. Imp. Pétersbourg*, V, sér. 7. 1863).

(224) F. Küchenmeister. Ueber d. Umwandlung d. Finnen Cysticerci in Bandwürmer (Tænien) (*Prag Vierteljahrsschr.* 1852).

(225) F. Küchenmeister. Experimente üb. d. Entstehung d. Cestoden. 2e Stufe zunächst d. *Cœnurus cerebralis*. Günsburg (*Zeitsch. klin. Med.*, IV. 1853).

(226) R. Leuckart. *Die Menschlichen Parasiten*, I. Leipzig, 1863. Voy. aussi les additions à la fin du 1er et du 2e volumes.

(227) R. Leuckart. *Archigetes Sieboldii*, eine geschlechtsreife Cestodenamme (*Zeit. f. wiss. Zool.*, XXX. *Supplément*, 1878).

(228) El. Metschnikoff. Observations sur le développement de quelques Animaux (*Bothriocephalus proboscideus*) (*Bull. Acad. Imp. St-Pétersbourg*, XIII. 1869).

(229) W. Salensky. Ueb. d. Bau u. d. Entwicklungsgeschichte d. *Amphilina* (*Zeit. f. wiss. Zool.*, XXIV. 1874).

(230) Von Siebold. Burdach's *Physiologie*.

(231) R. von Willemoes-Suhm. Helminthologische Notizen (*Zeit. f. wiss. Zool.*, XIX. XX. XXII. 1869, 70 et 73).

CHAPITRE VIII

ROTIFÈRES

Pour plusieurs raisons, une connaissance complète de l'ontogénie des Rotifères est à désirer. Ils constituent un groupe qui conserve dans son disque rotateur un organe commun aux embryons de beaucoup d'autres groupes, mais qui, dans la plupart des autres cas, disparaît à l'état adulte. Dans les caractères des organes excréteurs ils montrent des affinités avec les Platyelminthes tandis que, sous d'autres rapports, ils peuvent se rapprocher des Arthropodes (ex *Pedalion?*) L'intéressante *Trochosphæra æquatorialis* de Semper ressemble beaucoup à une larve monotroque de Polychète.

Jusqu'à présent, nos connaissances embryologiques se bornent principalement à une série d'observations de Salensky sur le *Brachionus urceolaris*, et à des observations éparses faites sur d'autres formes larvaires par Huxley, etc.

Dans un grand nombre de cas, les Rotifères pondent des œufs d'été et des œufs d'hiver de caractère différent. Les premiers sont toujours enveloppés d'une membrane mince et subissent souvent leur développement dans l'oviducte. Ils éclosent à l'automne. Les œufs d'hiver sont toujours pourvus d'une coque épaisse.

Les œufs d'été sont de deux sortes, des œufs plus petits qui donnent naissance à des mâles et des œufs plus gros qui deviennent des femelles. Sur l'autorité de Cohn (n° 232), on croit qu'ils se développent par parthénogénèse. On ne trouve pas de mâles pendant l'été ; ils semblent être produits seulement par les œufs d'été. Les observations de Cohn, spécialement sur le *Conochilus volvox* ne semblent cependant pas entièrement satisfaisantes. Huxley (n° 234) est arrivé à conclure que les œufs d'hiver des *Lacinularia* se développent sans fécondation préalable.

Voici les résultats les plus importants des observations de Salensky (n° 236) sur le *Brachionus urceolaris*.

L'œuf est attaché par un court pédoncule à l'extrémité postérieure du corps de la femelle et subit son développement dans cette position. Il convient de décrire séparément le développement de la femelle et celui du mâle et de commencer par le premier.

L'œuf femelle se divise en deux sphères inégales dont la plus petite dans les stades suivants se segmente plus rapidement que la plus grosse. La segmentation se termine par la formation d'une gastrula épibolique. La masse cellulaire interne solide dérivée de la grosse sphère constitue l'hypoblaste et est plus granuleuse que l'épiblaste. L'évolution de l'embryon commence par l'apparition à la face ventrale d'une dépression au fond de laquelle le stomodæum se forme par invagination. A l'extrémité postérieure de la dépression s'élève une protubérance arrondie qui devient l'appendice caudal ou pied. Immédiatement en arrière de la bouche, il se forme une lèvre inférieure.

Sur les côtés de la dépression ventrale sont deux bourrelets qui forment les limites latérales du disque rotateur. Ils semblent se réunir à la lèvre inférieure.

A un stade plus avancé, la partie antérieure du corps se différencie de la partie postérieure en un lobe préoral et l'hypoblaste est en même temps confiné dans la partie postérieure. Le ganglion sus-œsophagien se forme de bonne heure comme un épaississement épiblastique du côté dorsal du lobe préoral.

Les premiers cils qui apparaissent se montrent au sommet du lobe préoral. Plus tard, les bourrelets latéraux du disque rotateur se rencontrent sur la ligne médiane dorsale de façon à entourer le disque préoral. Ils se revêtent alors d'une couronne de cils à laquelle s'en ajoute postérieurement une seconde complétant la double couronne ciliaire de l'adulte.

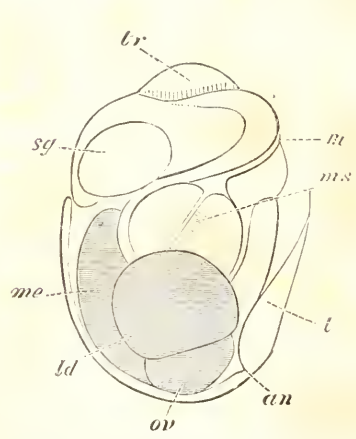


Fig. 107. — Embryon de *Brachionus urceolaris* peu après l'éclosion (d'après Salensky) (*).

Dans le tronc, l'indication d'une division en deux segments apparaît peu après le développement du lobe préoral. Avant cette période le proctodæum se forme comme une fossette peu profonde immédiatement en arrière de l'insertion du pied. Ce dernier organe devient bientôt pointu et bifurqué.

Le tube digestif n'est entièrement constitué que tardivement. Le stomodæum (fig. 107) forme la bouche (*m*), l'œsophage et l'appareil masticateur (*ms*). Le mésentéron est formé par la partie médiane de l'hypoblaste dont les parties latérales semblent donner naissance aux grands organes glandulaires latéraux (*ld*) qui s'ouvrent dans l'estomac et aux ovaires (?) (*ov*), etc. Le proctodæum

(*) *m*, bouche. — *ms*, appareil masticateur. — *me*, mésentéron. — *an*, anus. — *ld*, glande latérale. — *ov*, ovaire, — *t*, queue. — *tr*, disque rotateur. — *sg*, ganglion sus-œsophanien.

devient le cloaque et l'anus (*an*). L'origine du mésoblaste n'est pas connue d'une manière certaine. La cuirasse se forme avant l'éclosion de la larve, qui n'a lieu que lorsqu'elle ressemble de très près à l'adulte.

Les premiers stades du développement du mâle sont très semblables à ceux de la femelle et la principale différence entre les deux semble consister en ce que le développement du mâle s'arrête à un certain point.

Les larves de *Lacinularia* (Huxley, n° 234) sont pourvues d'un petit cercle préoral de cils contenant deux taches oculiformes (1) et d'un paquet de cils péri-anal. Elles ressemblent beaucoup à certaines larves télotroques de Polychètes.

Salensky a comparé la larve du *Brachionus* à celle d'un Mollusque céphalophore et plus spécialement à la larve de la Calyptrée sur laquelle il a fait des observations importantes. Le lobe préoral avec la bande ciliée peut sans doute être comparé au voile de la larve des Mollusques ; mais il peut également l'être, comme Huxley l'a le premier fait remarquer, au lobe préoral cilié des larves de beaucoup de Vers. Il est en outre digne de remarque que le disque rotateur d'un Rotifère diffère du voile d'un Mollusque, en ce que les yeux et les ganglions sont situés du côté dorsal par rapport à lui et non, comme pour le voile des Mollusques, dans son intérieur. La larve du *Lacinularia* paraît faire exception à ce caractère puisque deux taches oculiformes sont décrites comme situées à l'intérieur du cercle de cils.

Plus important pour la comparaison est le pied (queue) qui apparaît chez l'embryon comme une protubérance située entre la bouche et l'anus et sous ce rapport correspond exactement un pied des Mollusques.

Si la comparaison de Salensky est correcte, et il y a quelque chose à dire en sa faveur, le pied ou la queue des Rotifères n'est pas une région post-anale du tronc, mais un appendice ventral, et la segmentation qu'il présente souvent ne doit pas être comparée à une véritable segmentation du tronc. Si les Rotifères, comme cela ne semble pas impossible, ont des affinités avec les Crustacés, il est possible que le pied puisse trouver son meilleur terme de comparaison dans l'épine ventrale spéciale de la larve Nauplius du *Lepas fascicularis* (voyez le chapitre des Crustacés) qui, dans la disposition de ses épines et dans d'autres points encore, montre aussi une sorte de segmentation.

(232) F. Cohn. Ueb. d. Fortpflanzung von Räderthiere (*Zeit. f. wiss. Zool.*, VII. 1856).
(233) F. Cohn. Bemerkungen ü. Räderthiere (*Zeit. f. wiss. Zool.*, IX. 1858, XII. 1862).
(234) T. H. Huxley. *Lacinularia socialis* (*Trans. of the Microscopical Society*. 1853).
(235) Fr. Leydig. Ueb. d. Bau u. d. systematische Stellung d. Räderthiere (*Zeit. f. wiss. Zool.*, VI. 1854).
(236) W. Salensky. Beit. z. Entwick. von *Brachionus urceolaris* (*Zeit. f. wiss. Zool.*, XXII. 1872).
(237) C. Semper. Zoologische Aphorismen. *Trochosphæra æquatorialis* (*Zeit. f. wiss. Zool.*, XXII. 1872).

(1) Dans la figure de Leydig (*Zeit. f. wiss. Zool.*, III, 1851), la tache oculiforme est située immédiatement en dehors de l'anneau cilié.

CHAPITRE IX

MOLLUSQUES (1)

Bien que la plupart des caractères importants du développement soient communs à tous les Mollusques, le plus grand nombre des subdivisions ont cependant en propre des types larvaires bien définis. C'est pourquoi il conviendra de traiter successivement des différentes subdivisions en considérant les caractères larvaires, et de réunir le groupe tout entier pour l'étude du développement des organes.

Formation des feuillets et caractères larvaires.

ODONTOPHORES.

Gastéropodes et Ptéropodes. — Il y a de grandes ressemblances entre les Gastéropodes et les Ptéropodes sous le rapport des caractères généraux de la larve ; mais, comme les œufs des diverses espèces diffèrent considérablement, sous le rapport de la quantité du vitellus nutritif, il en résulte des différences considérables dans le mode de formation des feuillets et de la cavité digestive.

Les sphères à un stade très précoce de la segmentation (2) se divi-

(1) I. ODONTOPHORES.
- 1. **Gastéropodes.**
  - *a.* Prosobranches.
  - *b.* Opisthobranches.
  - *c.* Pulmonés.
  - *d.* Hétéropodes.
- 2. **Ptéropodes.**
  - *a.* Gymnosomes.
  - *b.* Thécosomes.
- 3. **Céphalopodes.**
  - *a.* Tétrabranchiaux.
  - *b.* Dibranchiaux.
- 4. **Polyplacophores.**
- 5. **Scaphopodes.**

II. LAMELLIBRANCHES.
- *a.* Dimyaires.
- *b.* Monomyaires.

(2) Le lecteur est renvoyé pour la segmentation aux pp. 87-91 et à la description spéciale des différents types.

sent en deux catégories, l'une destinée à former surtout l'hypoblaste l'autre à former surtout l'épiblaste. Suivant que le vitellus nutritif est abondant ou non, les sphères hypoblastiques sont ou très volumineuses ou le contraire. Dans tous les cas, les cellules épiblastiques sont situées à l'un des pôles que l'on peut appeler le *pôle formatif*, et les cellules hypoblastiques au pôle opposé. Lorsque la proportion du vitellus nutritif est très grande, le nombre des sphères hypoblastiques est petit. Ainsi, chez l'Aplysie, il y a seulement deux de ces sphères. Dans d'autres cas, où il n'y a qu'une petite quantité de vitellus nutritif, elles peuvent être presque aussi nombreuses que les cellules épiblastiques. Toujours, cependant, comme l'ont montré les premiers, Lankester et Selenka, il se forme une gastrula, ou par invagination normale, comme chez la Paludine (fig. 114), ou par épibolie, comme chez la *Nassa mutabilis* (fig. 112 . Dans l'un et l'autre cas, l'hypoblaste vient à être complètement entouré par l'épiblaste. Le *blastopore est toujours situé au pôle opposé au pôle formatif*. Dans la grande majorité des cas (Gastéropodes marins, Hétéropodes et Ptéropodes), le blastopore se rétrécit peu à peu en un orifice circulaire situé au point où sera la bouche. Ou il se ferme, ou il reste ouvert en ce point d'une manière permanente. Dans quelques cas, le blastopore reste ouvert d'une manière permanente et devient l'anus. Le meilleur exemple authentique de cette particularité est fourni par la *Paludina vivipara*, comme l'a montré, le premier, Lankester (n° 263).

Dans quelques cas, le blastopore prend, avant de se fermer, la forme d'une fente très étroite et semblerait s'étendre le long de la future région ventrale du corps depuis la bouche jusqu'à l'anus. Tel semble être, d'après Lankester (n° 262), le cas de la Lymnée ; mais, tandis que Lankester croit que la fermeture procède de l'extrémité orale vers l'extrémité anale, d'autres observateurs maintiennent qu'elle suit une direction contraire. Fol (n° 249) a également décrit un type analogue de blastopore. Dans un Gastéropode marin indéterminé à gastrula embolique, observé par moi-même à Valparaiso, le blastopore avait la même forme allongée que chez la Lymnée, mais il se fermait bientôt dans toute son étendue excepté à l'extrémité orale, je n'ai pas pu déterminer si celle-ci se fermait ou non. Il est probable que la forme typique du blastopore est la forme allongée observée par Lankester et par moi-même dans laquelle il peut rester une portion ouverte indifféremment à l'une ou à l'autre extrémité ; et que les diverses modifications décrites plus haut sont dérivées de cette condition primitive (1).

Avant que le blastopore se ferme ou devienne un des orifices oral ou anal, de nombreux organes embryonnaires très importants font

(1) Rabl (n° 268) décrit chez le Planorbe un blastopore de cette forme qui se ferme à la bouche.

leur apparition, mais avant de les décrire, il faut voir ce qui est connu sur le troisième feuillet embryonnaire ou mésoblaste.

Ce feuillet a généralement son origine dans un certain nombre de cellules des lèvres du blastopore qui, peu à peu, se portent du côté dorsal et en avant et forment une couche complète entre l'épiblaste et l'hypoblaste. Ce mode général de formation du mésoblaste est visible dans la fig. 114 qui représente trois stades du développement de la Paludine.

Dans quelques cas, le mésoblaste tire son origine de quelques-unes des sphères de segmentation intermédiaires en dimensions entre les sphères épiblastiques et les sphères hypoblastiques. Tel est le cas de la *Nassa mutabilis* chez laquelle le mésoblaste apparaît lorsque l'épiblaste ne forme encore qu'une très petite calotte au pôle formatif de l'œuf ; alors, les cellules mésoblastiques accompagnent les cellules épiblastiques dans leur extension autour de l'hypoblaste (fig. 112).

Dans d'autres cas, l'origine exacte des cellules mésoblastiques est tout à fait incertaine. Les faits observés sont peut-être en faveur de leur dérivation de l'hypoblaste. Il est aussi incertain si le mésoblaste est bilatéralement symétrique à l'origine. D'après Rabl, il en est ainsi chez la Lymnée (1).

Chez la Paludine, le mésoblaste après avoir atteint l'épaisseur de deux couches de cellules se clive en une lame splanchnique, et une lame somatique, dont la première s'attache à l'hypoblaste et donne naissance aux parois musculaires et conjonctives de l'appareil digestif, et la dernière s'attache à l'épiblaste et forme les tissus musculaire et conjonctif de la paroi du corps et d'autres organes. Les deux lames restent reliées par des tractus protoplasmiques et l'espace qui les sépare forme la cavité générale (fig. 114). Dans la plupart des cas, il ne paraît pas y avoir une telle délamination définie du mésoblaste, mais ce feuillet revêt la forme d'un réseau irrégulier de cellules interposées entre l'épiblaste et l'hypoblaste. Enfin, certaines de ses cellules forment une couche définie sur les parois du tube alimentaire et constituent le

(1) Rabl (n° 268) a récemment décrit avec plus de détails que les observateurs précédents l'origine du mésoblaste chez le Planorbe. Il arrive à ce résultat qu'il dérive de la postérieure des quatre grosses cellules qui restent distinctes pendant toute la segmentation. Par la division de cette cellule, il se forme deux initiales du mésoblaste, une de chaque côté de la ligne médiane à l'extrémité postérieure de l'embryon. Chacune d'elles se divise en deux, une antérieure et une postérieure. Par la division des initiales du mésoblaste se forment deux rangées linéaires de cellules mésoblastiques, les bandes mésoblastiques qui sont dirigées en avant et sont divisées transversalement en deux parties, une antérieure en continuité avec l'initiale secondaire antérieure et une postérieure en continuité avec l'initiale secondaire postérieure.

Si la description de Rabl est exacte, il y a une ressemblance frappante entre l'origine du mésoblaste chez les Mollusques et chez les Chétopodes. Il me semble très probable que les bandes mésoblastiques sont formées, comme chez le Lombric, non seulement par les produits de la division des initiales du mésoblaste, mais aussi par des cellules dérivées de l'un ou des deux feuillets primaires.

mésoblaste splanchnique, et les autres cellules constituent le mésoblaste somatique.

Il nous faut revenir à l'embryon au moment où le blastopore se rétrécit. Avant tout, il est nécessaire de définir les termes employés pour désigner les diverses régions du corps et on les comprendra mieux en prenant pour type une larve complètement formée, telle que celle représentée dans la figure 108. Je considère la face ventrale comme comprise entre la bouche (*m*) et l'anus qui est très voisin du point (*i*) dans la figure. Le pied (*f*) constitue une large protubérance de la face ventrale. Le grand axe du corps à cette période bien que non nécessairement chez l'adulte est celui qui passe par la bouche et la glande coquillière (*shs*) : la face dorsale est celle opposée à la face ventrale telle qu'elle vient d'être définie.

Avant que le blastopore n'ait atteint sa condition finale, trois organes font leur apparition, qui sont éminemment caractéristiques de la larve typique des Mollusques, ces organes sont le *voile*, la *glande coquillière* et le *pied*.

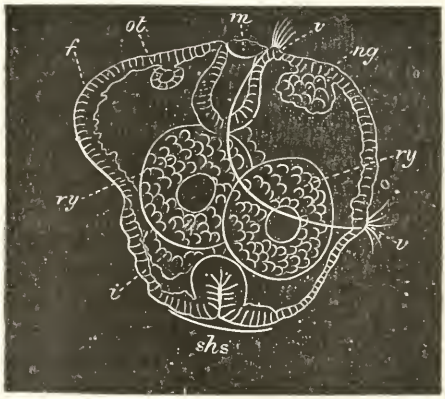


Fig. 108. — Diagramme d'un embryon de *Pleurobranchidium* (emprunté à Lankester) (*).

Le voile est un organe larvaire provisoire qui a la forme d'une couronne ciliaire préorale supportée par un bourrelet de cellules souvent disposées en deux rangées; son point le plus ventral est situé immédiatement au-dessus de la bouche. La figure 108 (*v*) fait voir sa position typique. Il y a des variations considérables dans le mode et le degré de son développement, etc., mais il ne semble faire entièrement défaut dans aucun groupe de Gastéropodes ou de Ptéropodes. Dans un petit nombre de cas individuels, surtout chez les formes vivipares et les Pulmonés terrestres, on a décrit son absence. Semper (n° 274) ne l'a pas trouvé chez les *Vitrina*, *Bulimus citrinus*, *Vaginulus luzonicus* et *Paludina costata*. Il fait très probablement défaut chez l'*Helix*, etc.

Dans quelques cas, comme les *Limax* (Gegenbaur), *Neritina* (Claparède), *Pterotrachæa* (Gegenbaur), la larve est décrite comme uniformément revêtue de cils avant la formation du voile, mais les recherches de Fol ont jeté beaucoup de doute sur ces descriptions. Dans

(*) *f*, pied. — *ot*, otocyste. — *m*, bouche. — *v*, voile. — *ng*, ganglion nerveux. — *ry*, sphères vitellines résiduelles. — *shs*, glande coquillière. — *i*, intestin.

quelques cas, parmi les Nudibranches (Haddon), et les Ptéropodes, il y a un ou deux longs cils au milieu du champ circonscrit par le voile. Chez un grand nombre de Nudibranches (Haddon), il existe une couronne *post-orale* plus ou moins complète de petits cils qui appartient au voile.

Les cils du voile déterminent la rotation de la larve dans la capsule ovulaire. Dans la plupart des cas (*Paludina*), des cils se développent sur le pied et sur une aire anale peu étendue.

La glande coquillière (invagination préconchylienne des auteurs) apparaît comme un épaississement épiblastique du côté postérieur et dorsal. Dans cet épaississement se forme bientôt une profonde invagination (fig. 108, *shs*), dans laquelle il peut se développer un tampon chitineux (*Paludina*, *Cymbulia*? etc.), dans les larves anormales, ce tampon chitineux se forme généralement.

Le pied est une simple protubérance de l'épiblaste à la face ventrale, protubérance dans la cavité de laquelle se montrent d'ordinaire un certain nombre de cellules mésoblastiques (fig. 109, *f*).

La forme de larve qui vient d'être décrite a été appelée par Lankester *larve trochosphère*.

Avant de continuer à suivre les transformations extérieures que subit la larve, il convient de compléter l'histoire de l'hypoblaste invaginé.

L'hypoblaste, après son invagination, a la forme ou d'un sac (fig. 109), ou d'une masse solide (fig. 108). Que la bouche soit le blastopore ou non, l'œsophage permanent est formé de cellules épiblastiques, de sorte que l'œsophage et la cavité buccale sont toujours tapissés par l'épiblaste. Lorsque le blastopore reste ouvert d'une manière permanente, la partie externe de l'œsophage se développe sous forme d'un bourrelet proéminent autour de cet orifice.

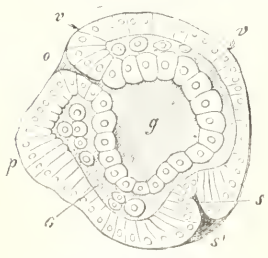


Fig. 109. — Embryon d'Hétéropode (emprunté à Gegenbaur, d'après Fol) (*).

Le sac mésentérique lui-même se différencie en un estomac adjacent à l'œsophage, un foie s'ouvrant immédiatement en arrière de l'estomac et un intestin. Les cellules des diverticules hépatiques et quelquefois aussi celles de l'estomac peuvent durant la vie embryonnaire sécréter dans leur intérieur des produits albumineux particuliers semblables au vitellus nutritif ordinaire.

Le proctodæum, excepté quand il est formé par le blastopore, apparaît plus tard que la bouche. Il dérive fréquemment d'une paire de cellules épiblastiques saillantes situées symétriquement sur la ligne

(*) *o*, bouche. — *v*, voile. — *g*, archentéron. — *p*, pied. — *c*, cavité générale. — *s*, glande coquillière.

médiane ventrale en arrière du pied. Il finit par former une invagination très peu profonde rencontrant l'intestin. Son orifice est l'anus. L'anus, quoique toujours d'abord médian et ventral, s'ouvre d'ordinaire plus tard sur le côté droit et dorsal dans la cavité palléale lorsque celle-ci est formée.

Dans les cas où l'hypoblaste ne s'invagine pas sous la forme d'un sac, la formation du mésentéron est un peu compliquée et sera décrite plus loin.

Du stade trochosphère, la larve passe à celui que Lankester a appelé

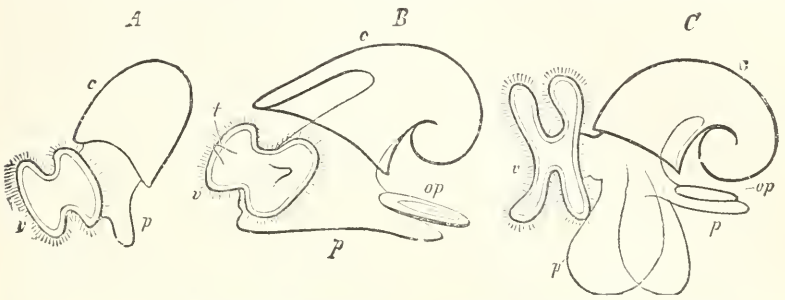


Fig. 110. — Larves de Mollusques céphalophores au stade véligère (emprunté à Gegenbaur) (*).

le *stade véligère* (fig. 110 et 111), qui est spécialement caractéristique des Mollusques Gastéropodes et Ptéropodes.

La glande coquillière (à part quelques exceptions qui seront signalées plus loin) du stade précédent s'étale formant, une aire discoïde à la surface de laquelle se développe une délicate coquille, tandis que l'épiblaste des bords du disque s'épaissit. L'aire discoïde est le manteau. Le bord de l'aire et avec lui la coquille s'étendent rapidement surtout dans la direction dorsale. Jusque là, l'embryon a été symétrique, mais chez la plupart des Gastéropodes, la coquille et le manteau s'étendent beaucoup plus du côté gauche que du côté droit ; ainsi commence à se dessiner la forme spirale permanente de la coquille.

Le bord du manteau forme une lèvre saillante, séparant le sac viscéral dorsal de la tête et du pied. Une invagination apparaît, d'ordinaire du côté droit chez les Gastéropodes, et s'étend plus tard au côté dorsal (fig. 110, B). Elle donne naissance à la cavité palléale ou branchiale et reçoit les orifices des organes digestifs, génitaux et urinaires. Chez la plupart des Ptéropodes, elle se forme aussi du côté droit, et d'ordinaire s'étend plus tard vers la face ventrale (fig. 108, *c*). Les branchies, dans les groupes où elles existent, se développent dans la cavité palléale comme des processus solides fréquemment ciliés. Elles sont

(*) A, stade précoce et B, stade plus avancé d'un Gastéropode. — C, d'un Ptéropode (*Cymbulia*). — *v*, voile. — *c*, coquille. — *p*, pied — *op*, opercule. — *t*, tentacule.

revêtues par l'épiblaste, et renferment un axe mésoblastique central ; elles deviennent bientôt creuses et contractiles.

Le voile, dans les formes les plus typiques, perd sa forme circulaire simple et devient un organe bilobé saillant qui sert d'organe de locomotion à la larve après son éclosion (fig. 110, B et C fig. 111). Le degré de développement du voile est très variable ; chez les Hétéropodes en particulier, il devient très grand, et chez l'*Atlanta* il a six lobes, chaque moitié latérale présentant trois subdivisions. Son bord est d'ordinaire garni de plusieurs rangées de longs cils, au-dessous sont des cils plus courts qui dirigent les aliments vers la bouche. Il persiste dans un grand nombre de formes pendant un temps très long. Dans l'aire du voile apparaissent les tentacules et les yeux (fig. 110, B, fig. 111) ; les derniers se forment d'ordinaire à la base des tentacules.

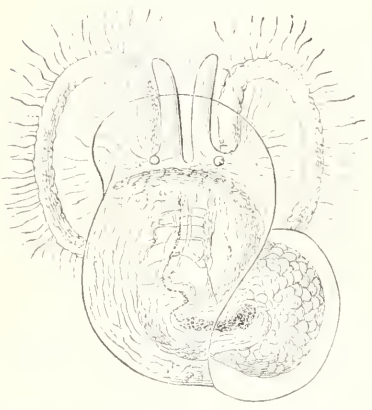


Fig. 111. — Larve de Vermet au stade véligère (empruntée à O. Schmidt, d'après de Lacaze-Duthiers).

Le pied atteint dans la plupart des formes des dimensions très considérables. A sa surface postérieure et dorsale, l'opercule se développe comme une plaque chitineuse qui se forme dans une dépression tapissée par l'épiblaste épaissi à peu près de la même manière que la coquille (fig. 110 B et C, *op*). Dans les formes larvaires typiques, il n'est possible de distinguer que la surface antérieure du pied aplatie pour la locomotion et la région postérieure operculaire, mais on rencontre chez les Ptéropodes et les Hétéropodes des modifications spéciales du pied qui seront décrites avec ces groupes. Le pied devient souvent richement cilié, et dans son intérieur se développent de bonne heure des otocystes (fig. 108, *ot*).

Tous les Gastéropodes et les Ptéropodes ont une forme larvaire pourvue d'une coquille, telle que celle qui vient d'être décrite, à l'exception d'un petit nombre de formes telles que les Limaces, et peut-être quelques autres Pulmonés chez lesquels la glande coquillière se ferme et donne naissance à une coquille interne.

La métamorphose qui termine l'état larvaire est très variable dans les différents groupes, mais toujours elle est accompagnée de la disparition du voile, bien que, dans quelques cas, des restes de cet organe puissent persister, constituant les lobes subtentaculaires (*Lymnæus*, Lankester) ou les tentacules labiaux (*Tergipes*, Nord-

mann, *Oncidium*, Joyeux-Laffuie). Chez les Gastéropodes prosobranches, à la coquille larvaire est peu à peu surajoutée une coquille permanente qui souvent la remplace, quoique la larve véligère libre puisse avoir une longue existence. Chez un grand nombre d'Opisthobranches, la coquille larvaire tombe chez l'adulte et chez d'autres est très réduite. Lankester, qui a spécialement étudié les premiers stades de ce groupe, a montré que les larves sont presque sous tous les rapports identiques avec celles des Gastéropodes prosobranches. Elles sont toutes pourvues d'une coquille subnautiloïde, d'un pied operculé, etc. La métamorphose n'a malheureusement été observée d'une manière sastisfaisante que dans un très petit nombre de cas. Chez les Hétéropodes et les Ptéropodes, la coquille embryonnaire est souvent perdue à l'état adulte.

Les paragraphes suivants contiennent une description spéciale du développement des divers groupes de Gastéropodes et de Ptéropodes qui complètera l'exposé nécessairement trop rapide des pages précédentes.

Gastéropodes. — Comme exemple du développement des Gastéropodes, je donnerai une description détaillée de deux types, la *Nassa mutabilis* et la *Paludina vivipara*.

Nassa mutabilis. — Cette forme, dont le développement a été très complè-

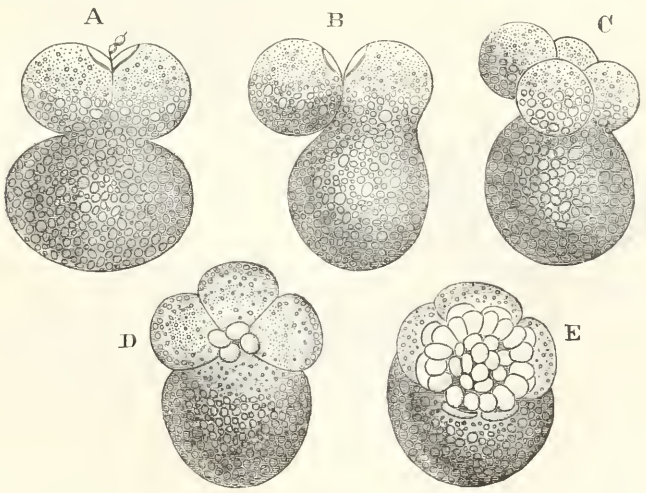


Fig. 112. — Segmentation de la *Nassa mutabilis* (d'après Bobretsky) (*).

tement suivi par Bobretsky (n° 242), servira d'exemple de Gastéropode marin

(*) A, moitié supérieure divisée en deux segments. — B, l'un de ceux-ci s'est confondu avec le gros segment inférieur. — C, quatre petits segments et un gros, l'un des premiers se confond avec le gros segment. — D, chacun des quatre segments a donné naissance à un nouveau petit segment. — E, les petits segments sont arrivés au nombre de trente-six.

à vitellus nutritif abondant. La segmentation a déjà été décrite p. 90, 91, nous pouvons donc prendre le développement à un stade avancé de la segmentation. L'embryon est alors constitué par une calotte de petites cellules que l'on peut appeler le blastoderme, reposant sur quatre grosses cellules vitellines, dont l'une est beaucoup plus grosse que les autres (fig. 112 A). Les petites et les grosses cellules sont séparées par une cavité de segmentation. Les caractères généraux de ce stade se voient dans la figure 113 A, qui représente une coupe longitudinale passant par la grosse sphère vitelline et une plus petite sphère qui lui est opposée. Le blastoderme est dans la plus grande partie de son étendue formé d'une seule couche de cellules, mais on remarquera que, près de son bord touchant à la grosse sphère vitelline, sont situées à sa face inférieure deux grosses cellules spéciales (*me*). *Ces cellules sont le commencement du mésoblaste.* Aux stades plus avancés, le blastoderme continue à s'étendre au-dessus des sphères vitellines, et les trois plus petites sphères

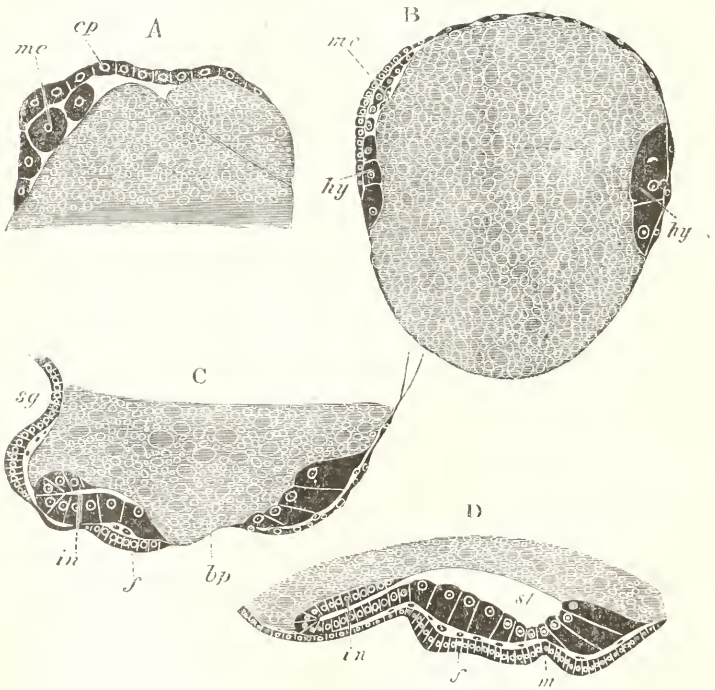


Fig. 113. — Coupes longitudinales de l'embryon de *Nassa mutabilis* (d'après Bobretsky) (*).

vitellines l'accompagnent dans son extension, se portant sur les côtés de la grande sphère. En même temps, elles donnent naissance à une couche de cellules protoplasmiques (fig. 113, *hy*), qui forment une couche épaisse au bord

(*) A, stade où le mésoblaste commence à se former. — B, stade où le vitellus est à demi enveloppé. On voit l'hypoblaste aux lèvres du blastopore. — C, stade où le blastopore est presque fermé. — D, le blastopore est fermé. — *ep*, épiblaste. — *me*, mésoblaste. — *hy*, hypoblaste. — *bp*, blastopore. — *in*, intestin. — *st*, estomac. — *f*, pied. — *sg*, glande coquillière. — *m*, bouche.

du blastoderme, et par conséquent autour des lèvres du blastopore. Ces cellules constituent l'hypoblaste. Toute la substance protoplasmique des cellules vitellines est employée dans la formation de l'hypoblaste, ce qui reste de ces cellules persiste comme une masse vitelline. La figure 113 C, représente une coupe longitudinale de l'embryon à un stade un peu plus avancé lorsque le blastopore est devenu très étroit ; la plus grande partie de la face dorsale n'est pas représentée.

Deux organes définis sont déjà constitués. L'un est une fossette, tapissée par l'épiblaste épaissi du côté postérieur et dorsal. C'est la glande coquillière (*sg*). L'autre est le pied (*f*) qui apparaît comme une saillie ventrale de l'épiblaste épaissi immédiatement en arrière du blastopore. L'hypoblaste forme un cercle de cellules columnaires autour du blastopore. Du côté postérieur, ses cellules se sont recourbées de façon à former un tube étroit (*in*), rudiment de l'intestin.

Au stade suivant (fig. 113 D), le blastopore se ferme complètement, mais sa position est marquée par une dépression peu profonde (*m*) où le stomodæum doit se former. Le pied (*f*) est plus saillant et à son bord postérieur se forme l'opercule. La glande coquillière (non représentée dans la figure) s'est étalée et son bord épaissi commence à s'étendre spécialement du côté dorsal de l'embryon ; une coquille délicate s'est formée. En avant et au-dessus de la bouche, un bourrelet annulaire de cellules ciliées, incomplet cependant du côté dorsal, donne naissance au voile. De chaque côté du pied apparaît une protubérance de cellules épiblastiques qui constitue un organe rénal provisoire. L'hypoblaste forme alors une membrane complète du côté ventral, limitant une cavité que l'on peut appeler l'estomac (*st*), qui s'ouvre en haut dans le vitellus. Plus tard, cependant, il existe un intestin complètement clos terminé postérieurement en cœcum (*in*).

La coquille et avec elle le manteau s'accroissent rapidement, et la symétrie primitive est de bonne heure détruite par l'extension de la coquille du côté gauche beaucoup plus que du côté droit. L'anus se forme bientôt et met l'intestin en communication avec l'extérieur.

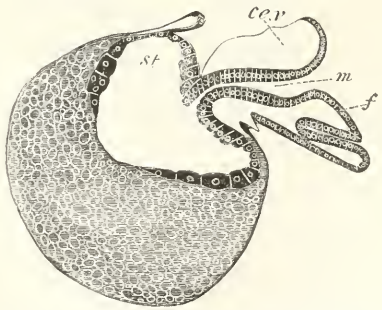


Fig. 114. — Coupe longitudinale d'un embryon avancé de *Nassa mutabilis* (d'après Bobretsky) (*).

Avec l'extension de la coquille et du manteau, le pied et la tête deviennent nettement séparés du sac viscéral (fig. 114). L'œsophage (*m*) s'allonge. Les yeux et les sacs auditifs se forment.

A mesure que le développement avance, l'asymétrie de l'embryon devient plus marquée. L'intestin prend une direction transversale du côté gauche du corps et l'anus s'ouvre du côté droit et près du pied dans la cavité du manteau qui s'est formée par invagination de l'épiblaste dans cette région. La cavité de l'estomac (fig. 111, *st*) s'accroît considérablement et se porte du côté gauche du corps, repoussant

(*) *f*, pied. — *m*, bouche. — *cev*, vésicule céphalique. — *st*, estomac.

le vitellus nutritif du côté droit; le point où elle communique avec l'intestin est reporté vers l'extrémité dorsale postérieure du sac viscéral. Les parois de l'estomac s'étendent peu à peu de façon à rétrécir l'orifice par lequel il se continue avec le vitellus. La partie de sa cavité voisine de l'œsophage devient l'estomac véritable ; le reste forme le foie ; son intérieur est rempli d'un liquide coagulable.

Paludine. — La Paludine (Lankester, n° 263 et Bütschli, n° 244) est une forme vivipare caractérisée par le peu d'abondance de son vitellus nutritif. Les cellules de l'hypoblaste et de l'épiblaste se distinguent de très bonne heure, mais deviennent bientôt presque de même dimension.

Dans les stades plus avancés de la segmentation, les cellules épiblastiques diffèrent des cellules hypoblastiques par l'absence de pigment. La cavité de segmentation, si elle est développée, est petite. Il se forme une gastrula par-

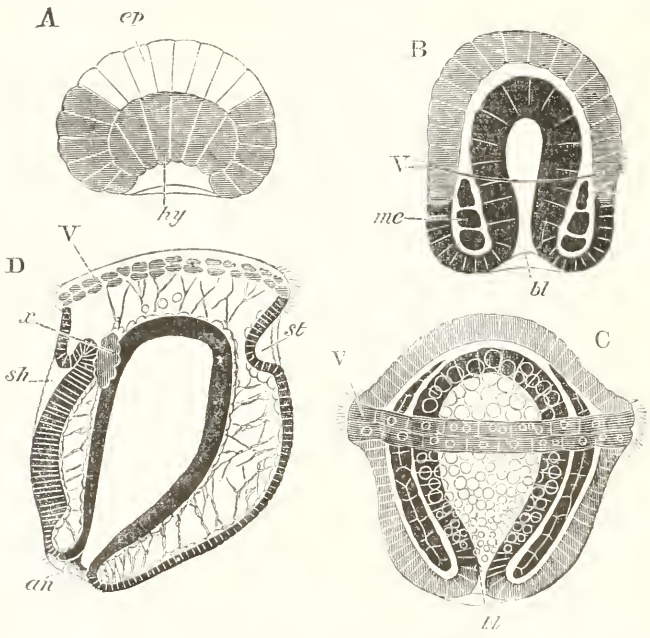


Fig. 115. — Quatre stades du développement de la *Paludina vivipara* (emprunté à Bütschli) (*).

faitement régulière (fig. 115, A et B), qui est précédée par l'aplatissement de l'embryon. Le blastopore est d'abord large, mais se rétrécit peu à peu et enfin prend une position un peu excentrique. *Il ne devient pas la bouche, mais l'anus.*

Lorsque le blastopore est devenu très étroit, des cellules mésoblastiques (B, *me*) apparaissent autour de lui entre l'épiblaste et l'hypoblaste. On ne sait pas bien si leur disposition est bilatérale ou non, et bien qu'elles soient colorées comme l'hypoblaste, on ne les a pas vues naître de ce feuillet.

Le voile apparaît à peu près en même temps que le mésoblaste sous forme

(*) *ep*, épiblaste. — *hy*, hypoblaste. — *me*, mésoblaste. — *bl*, blastopore. — *an*, anus. — *st*, stomodæum. — *sh*, glande coquillière. — *v*, valve. — *x*, organe excréteur primitif.

d'un double anneau de cellules ciliées, vers le milieu du corps (fig. 115, B et C, V). Le mésoblaste s'étend rapidement de façon à occuper tout l'espace situé entre l'épiblaste et l'hypoblaste et en même temps se divise en deux couches (*c*). Peu après, une cavité, la cavité générale, apparaît entre les deux couches (D) qui se soudent alors respectivement à l'épiblaste et à l'hypoblaste pour constituer les lames somatique et splanchnique du mésoblaste. Les deux lames restent rattachées par des tractus transversaux.

Par un changement dans les relations des diverses parties et surtout par l'accroissement de la région postérieure du corps, le voile vient à se placer à l'extrémité de l'embryon opposée au blastopore. Immédiatement en arrière de lui apparaissent deux organes, l'un du côté dorsal, l'autre du côté ventral. Celui du côté dorsal (*sh*) est une fossette profonde, la glande coquillière en continuité avec une couche d'épiblaste columnaire qui finit près de l'anus. L'autre organe (*st*) situé du côté ventral est une simple dépression, rudiment du stomodæum. Entre lui et l'anus dorsalement placé est une légère proéminence, le rudiment du pied. Des deux côtés du corps, entre l'épiblaste et l'hypoblaste et au niveau de la glande coquillière sont situées deux masses de cellules excrétoires, les reins provisoires (D, x). Ce *ne sont probablement pas* les homologues des organes rénaux provisoires de la *Nassa* et des autres Prosobranches marins. Plus tard, il apparaît dans leur intérieur une cavité ciliée qui probablement communique avec l'extérieur sur le côté du cou.

Aux stades postérieurs, le pied s'accroît très rapidement et forme une masse très saillante entre la bouche et l'anus. Un opercule se développe assez tard dans une gouttière peu profonde tapissée par l'épiblaste épaissi.

Il se développe un tampon chitineux provisoire dans la glande coquillière, qui bientôt se retourne. La coquille se forme de la manière habituelle sur la surface retournée de la glande coquillière. Le bord épaissi de cette partie devient le bord du manteau et se projette bientôt en un pli marqué dans le voisinage de l'anus.

Avec l'accroissement rapide de la larve, le mésentéron d'invagination perd de ses dimensions relatives. Des sphérules vitellines se déposent dans sa partie centrale, tandis que la partie voisine du blastopore (anus) s'allonge pour former l'intestin. Le stomodæum augmente considérablement de longueur et s'unit à la partie dorsale du mesentéron qui devient alors l'estomac. La partie du mésentéron qui renferme des sphérules vitellines forme le foie. Avec le développement du sac viscéral l'anus change de position, il passe d'abord un peu du côté gauche, puis est complètement reporté à droite.

Le développement de l'*Entoconcha mirabilis* (Joh. Müller, n° 265), remarquable Prosobranche parasite dans la cavité générale des Synaptes qui, à l'état adulte, est presque réduit à un sac génital hermaphrodite, mérite une courte description. Elle est vivipare, et l'œuf donne naissance à une larve qui, d'après les caractères bien difficilement suffisants du pied et de la coquille, est supposée alliée aux *Natica*.

Il n'y a rien de très remarquable dans le développement. Le vitellus nutritif est peu abondant. Le voile, comme on pouvait le prévoir, à cause du développement vivipare, est petit. Les tentacules ne sont pas situés dans le champ du voile, mais en arrière de lui. La larve possède une coquille semblable à celle d'une Natice, une vaste cavité palléale et un grand pied bilobé.

Chez les *Purpura*, *Buccinum* et *Neritina*, un seul des nombreux œufs renfermés dans chaque capsule ovulaire se développe. Les autres s'atrophient et servent de nourriture au premier.

Opisthobranches. — Une espèce de *Pleurobranchidium* (Aplysie), observée par Lankester (n° 239), nous servira de type pour le développement des Opisthobranches. L'œuf se divise d'abord en deux segments d'où se détachent de petits segments qui, peu à peu, s'étendent autour des deux gros segments et les enveloppent. Les petits segments forment alors l'épiblaste.

Au pôle aboral, l'épiblaste s'épaissit et s'invagine pour former la glande coquillière ; bientôt après, le voile et le pied se développent de la manière normale et un stomodæum apparaît près du bord ventral du voile (fig. 108). Les deux cellules vitellines (*ry*) restent encore distinctes, mais une véritable couche hypoblastique (qui en dérive probablement, bien que cela n'ait pas été démontré) s'établit bientôt. De bonne heure apparaissent à la base du pied des cellules proéminentes qui plus tard s'invaginent pour former l'anus. Des otocystes (*ot*) se développent dans le pied et les ganglions sus-œsophagiens se forment par une différenciation de l'épiblaste (*ng*).

Plus tard la glande coquillière se retourne et développe une coquille nautiloïde. La cavité alimentaire se complète, bien que les deux cellules vitellines conservent longtemps leur individualité originelle. Le muscle de la coquille se développe et des corps pigmentés spéciaux se forment au-dessous du voile. Le pied devient saillant et acquiert un opercule.

La métamorphose des *Tergipes* a été plus ou moins complètement suivie par Nordmann et par Schultze (n° 271).

Chez le *Tergipes Edwardsii* observé par le premier auteur, la larve qui vient d'éclore possède un large voile, des yeux, des tentacules, un pied allongé pourvu d'un opercule et un manteau. Au stade suivant, la coquille et l'opercule sont rejetés et le corps s'allonge et s'étire postérieurement en pointe. Plus tard encore, se montre une paire d'appendices branchiaux creusés de diverticules hépatiques.

Le voile se réduit ensuite et il se montre deux petits processus qui donnent naissance aux tentacules labiaux et à une seconde paire de branchies. Une mue a alors lieu et conduit à d'autres transformations qui bientôt donnent à l'animal la forme adulte.

Chez le *Tergipes lacinulatus* observé par Schultze le voile s'atrophie avant la chute de la coquille et de l'opercule.

Pulmonés. — Le développement des Pulmonés d'eau douce semble, d'après les observations de Lankester sur la Lymnée, être très semblable sur tous les points importants à celui des Branchiogastéropodes marins. Le voile est cependant moins développé que dans la plupart des formes marines. La glande coquillière, etc., ont le développement normal. Chez la Lymnée, le blastopore a une forme allongée et les observateurs ne sont pas d'accord s'il se ferme à la bouche ou à l'anus.

Chez les Hélicidés, il se forme une gastrula épibolique. La glande coquillière, à en juger par les figures de Von Ihering, a la forme usuelle et il se développe une coquille externe du type larvaire ordinaire. Au-dessus de la bouche est une protubérance ciliée qui s'étend jusque dans la lumière de la bouche; cette protubérance est souvent regardée comme un voile rudi-

mentaire, mais n'a probablement pas cette valeur. Il n'y a pas d'autre organe qui puisse être homologué au voile.

Le développement de la Limace présente quelques particularités. Les sphères vitellines (hypoblaste) forment une grosse masse entourée par les cellules épiblastiques. A la place ordinaire, il se forme une glande coquillière, mais celle-ci, au lieu de se retourner comme dans les formes ordinaires, se ferme et dans son intérieur se déposent des plaques calcaires qui donnent naissance à la coquille interne permanente. Le pied s'étend en arrière et contient une grosse vésicule contractile provisoire, traversée par des tractus musculaires à contractions rhythmiques.

Bien qu'il existe une coquille externe à l'état adulte chez la Clausilie, la glande coquillière se ferme chez l'embryon comme chez la Limace et il se développe une coquille interne en forme de plaque. La coquille est d'abord recouverte dans toute son étendue par un épithélium qui finit par disparaître au centre, ne persistant que sur les bords de la coquille ; la coquille primitivement interne devient ainsi externe. Il est très difficile de rattacher ce mode de développement de la coquille externe à celui des autres formes. La Clausilie comme la Limace développe un vaste sinus pédieux.

Chez la Limace et la Clausilie, des cils se développent de bonne heure et déterminent la rotation de l'embryon, mais on ne sait pas jusqu'à quel point ils donnent naissance à un voile distinct.

Hétéropodes. — Les embryons des Hétéropodes présentent dans les premiers phénomènes de leur développement la plus grande ressemblance avec ceux des autres Gastéropodes. La segmentation est conforme au type le plus ordinaire chez les Gastéropodes (Voy. p. 88), et lorsque les cellules vitellines ont cessé de donner naissance à des cellules épiblastiques, elles se divisent vers le pôle nutritif, s'invaginent et limitent un archentéron spacieux. Les cellules épiblastiques du pôle formatif enveloppent peu à peu les cellules vitellines (hypoblaste) et le blastopore se rétrécit de très bonne heure et devient la bouche permanente.

En même temps que le blastopore se rétrécit, la glande coquillière se forme au pôle aboral et le pied du côté ventral. Le voile apparaît sur le côté dorsal comme un paquet de cils qui s'étend graduellement vers la face ventrale de façon à former un cercle complet immédiatement au-dessus de la bouche.

La larve après ces transformations est complètement formée et est représentée dans la figure 109.

Dans les stades plus avancés, la glande coquillière se retourne et une coquille se développe dans toutes les formes, qu'elles possèdent une coquille ou non à l'état adulte. Le pied s'accroît très rapidement et il se forme toujours un opercule à sa partie postérieure. En avant, une invagination bilobée donne naissance à la glande du mucus. Le voile s'élargit et devient bilobé.

Quoique le blastopore reste ouvert d'une manière permanente pour former la bouche, l'œsophage est dû à une extension en dedans de l'épiblaste. Le rudiment du proctodæum apparaît sous la forme de deux cellules épiblastiques symétriquement placées en arrière du pied qui plus tard sont reportées du côté droit et donnent naissance à une invagination peu profonde qui rencontre le sac du mésentéron. Dans ce dernier organe, les cellules d'une partie de la paroi produisent une substance nutritive particulière et forment un sac nu-

tritif qui deviendra le foie. La partie du mésentéron en rapport avec l'œsophage épiblastique se délimite pour former l'estomac. Le reste qui s'unit au proctodæum constitue l'intestin.

Les particularités d'organisation de l'adulte sont dues à une métamorphose post-larvaire. L'appendice caudal du *Pterotrachæa* et du *Firoloidæa* se forme comme une excroissance sur le bord supérieur de l'extrémité postérieure du pied. La nageoire apparaît comme une saillie cylindrique en avant de la base du pied qui lui-même devient comprimé latéralement. Chez les Atlantides, il est dans quelques cas d'abord vermiforme, mais dans d'autres cas acquiert directement la structure de l'adulte. Le pied embryonnaire lui-même donne naissance, chez les *Pterotrachæa*, *Firoloidæa* et *Carinaria*, à la queue, du côté dorsal et postérieur de laquelle on peut encore voir l'opercule chez les jeunes individus. Chez l'*Atlanta*, elle forme la partie postérieure du pied sur lequel l'opercule persiste pendant toute la vie.

La coquille embryonnaire est complètement rejetée chez les *Pterotrachæa* et *Firoloidæa*, et la coquille est rudimentaire dans le genre *Carinaria*. Son atrophie entraîne la réduction de la région du manteau.

Le voile est extrêmement développé chez un grand nombre d'Hétéropodes. Chez l'*Atlanta*, il a six lobes, chacun des deux lobes latéraux primitifs se prolongeant en trois processus, deux en avant et un en arrière. Comme dans tous les autres cas il s'atrophie dans le cours de la métamorphose post-larvaire.

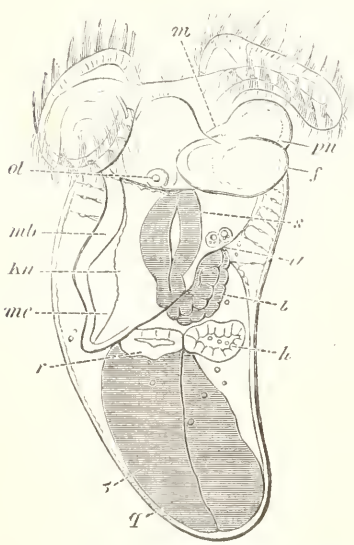


Fig. 116. — Embryon de *Cavolinia* (*Hyalea tridentata* (d'après Fol) (*).

Ptéropodes. — La première forme larvaire des Ptéropodes ressemble beaucoup à celle des Gastéropodes marins. Les sphères hypoblastiques sont d'ordinaire seulement au nombre de trois à la fin de la segmentation chez les Thécosomes et un peu plus nombreuses chez les Gymnosomes. Le blastopore se ferme dans la région orale du côté nutritif de l'œuf, et la glande coquillière est située au pôle formatif originel. Le voile, la glande coquillière et le pied ont les rapports ordinaires. Quoique un grand nombre des formes adultes soient symétriques, il se montre de très bonne heure dans la larve une asymétrie qui indique que les Ptéropodes sont descendus d'ancêtres asymétriques. Chez les Gymnosomes, il existe un second stade larvaire après la chute de la coquille, dans lequel la larve est pourvue de trois couronnes de cils (fig. 117). Chez la plupart des formes de Ptéropodes la partie dorsale du corps, couverte

(*) *m*, bouche. — *a*, anus. — *s*, estomac. — *i*, intestin. — *o*, sac nutritif. — *mb*, manteau. — *Ku*, sinus contractile. — *h*, cœur. — *r*, sac rénal. — *f*, pied. — *pn*, épipodes. — *q*, coquille. — *os*, otocyste.

par le manteau, se prolonge en un sac viscéral comme celui des Céphalopodes (fig. 116).

Le développement du voile varie considérablement dans les différentes formes. Chez les Hyaléides, il est comparativement petit et s'atrophie de bonne heure, tandis que chez le *Cymbulia* (fig. 110), et les Gymnosomes, il est grand et bilobé, et persiste jusqu'après que le pied a atteint son développement complet.

Le bord libre du voile est pourvu de longs cils moteurs et sa face inférieure de cils courts qui dirigent les aliments vers la bouche. Chez le *Cleodora*, il y a une houppe médiane de cils au centre du voile comme chez les Lamellibranches, les Nudibranches, etc.

La glande coquillière forme une fossette à l'extrémité aborale du corps, et chez le *Cymbulia* il paraît se former normalement dans cette fossette un tampon chitineux. La fossette se retourne plus tard, et le bord de l'aire retournée s'épaissit et s'avance graduellement vers l'extrémité antérieure du corps. Sur cette surface retournée se développe une petite plaque qui est le commencement de la coquille embryonnaire dont sont pourvues les larves de tous les Ptéropodes.

Le reste de la coquille embryonnaire est sécrété en anneaux concentriques successifs par le bord épaissi du manteau, et s'accroît jusqu'à atteindre le cou (fig. 116). La coquille permanente est surajoutée plus tard; d'ordinaire sa forme est très différente de celle de la coquille larvaire. La destinée de la coquille embryonnaire est très différente dans les diverses formes. Chez les Hyaléides, l'animal se retire de la coquille larvaire qui est séparée de la coquille permanente par un diaphragme. La coquille larvaire se détache alors.

Chez les Styliolides, la coquille permanente devient deux fois aussi grande que la coquille embryonnaire pendant que l'animal est encore à l'état d'embryon, mais la coquille larvaire persiste pendant toute la vie. Chez le *Cymbulia*, il y a une coquille embryonnaire et une coquille secondaire coexistantes pendant la vie larvaire. Elles sont rejetées en même temps, et remplacées par une coquille permanente.

Chez les Gymnosomes, il se développe une coquille embryonnaire et une coquille secondaire y est surajoutée pendant la vie embryonnaire. Toutes deux tombent avant que l'animal n'ait atteint l'état adulte. Après la chute de la coquille, il se développe trois couronnes ciliées (fig. 117). La première est placée entre le voile et le pied et les deux postérieures sur la partie postérieure allongée du corps.

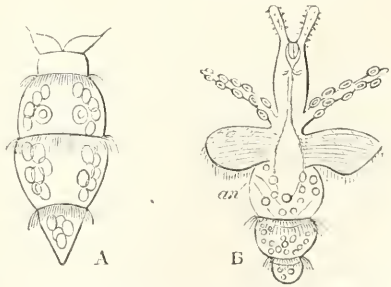


Fig. 117. — Larves libres de *Pneumodermon* (d'après Gegenbaur, emprunté à Bronn) (*).

Les couronnes ciliées donnent à ces larves une ressemblance avec les larves

(*) Le voile est atrophié dans les deux larves :
En A, il existe trois couronnes ciliées et les otocystes sont visibles;
En B, les tentacules avec des ventouses et les épipodes sont développés. — *an*, anus.

des Chétopodes, mais on ne peut douter que cette ressemblance ne soit toute superficielle. La couronne antérieure s'atrophie de bonne heure (fig. 117, B), et la seconde la suit de près. Il est probable que la couronne postérieure ne persiste pas pendant toute la vie, bien qu'elle ait été observée chez des formes dont les organes sexuels étaient complètement développés. La plupart de ces larves n'ont pas été suivies jusqu'à l'état adulte. On les a rapportées aux *Pneumodermon*, *Clio*, etc.

L'organe le plus caractéristique des Ptéropodes est le pied qui se prolonge en deux énormes ailes latérales, les épipodes. Ceux-ci se développent à des périodes différentes chez les différentes larves, mais sont toujours des expansions latérales du pied.

Chez les Hyaléides, le pied est de bonne heure visible, et émet bientôt deux prolongements latéraux (fig. 116, *pn.*) qui se développent avec une extrême rapidité relativement à la portion médiane et donnent naissance aux épipodes. Le pied tout entier devient cilié.

Chez les Cymbulides, bien que non chez les autres formes, un opercule se développe à la face postérieure du pied (fig. 110 C). Les épipodes apparaissent tardivement.

Chez les Gymnosomes le pied se montre de très bonne heure, mais reste petit; les épipodes n'apparaissent qu'à une période très avancée de la vie larvaire.

Chez le *Pneumodermon* et quelques autres Gymnomoses, il se développe à la partie postérieure de la tête des tentacules particuliers avec des ventouses semblables à celles des Céphalopodes (fig. 117 B). Il n'est pas certain que ces tentacules aient des rapports génétiques avec les bras des Céphalopodes.

Céphalopodes. — Les œufs des Céphalopodes sont d'ordinaire pondus dans des capsules spéciales formées dans l'oviducte, qui diffèrent considérablement chez les divers représentants du groupe.

Dans le cas de l'Argonaute, chaque œuf est enveloppé, une capsule allongée pourvue d'un pédoncule; les œufs rattachés par leurs pédoncules constituent des paquets qui sont eux-mêmes reliés entre eux et forment des masses transparentes placées sur le dos de la coquille. Chez le Poulpe, les œufs sont petits et transparents, chacun d'eux est enfermé dans une capsule pédonculée. Chez le Calmar, les œufs sont enfermés dans des cordons gélatineux allongés en forme de sacs, qui sont eux-mêmes fixés par paquets aux objets sous-marins. Chez la Seiche chaque œuf est enveloppé indépendamment dans une capsule noire fusiforme fixée à une pierre ou à un autre objet.

Dans une forme de Décapode à larve pélagique décrite par Grenacher (n° 280), les œufs étaient enfermés dans une masse gélatineuse à peu près cylindrique. Chaque masse contenait un nombre immense d'œufs rangés en spirales. Chaque œuf était enfermé dans une membrane dans l'intérieur de laquelle il flottait dans un albumen incolore.

L'œuf lui-même, dans la capsule est une masse granuleuse presque homogène sans enveloppe distincte. Le développement commence par

la ségrégation au pôle étroit de l'œuf opposé au pédoncule de la plus grande partie des matériaux protoplasmiques formatifs (1). Ces matériaux forment un disque équivalent au disque germinatif des œufs mésoblastiques des Vertébrés. Le disque germinatif chez la Seiche et le Calmar ne subit pas cependant une segmentation tout à fait symétrique (Bobretsky, n. 279). Lorsqu'il existe huit segments, deux d'entre eux, adjacents, sont beaucoup plus petits et plus étroits que les autres ; et lorsqu'aux stades suivants de petits segments sont formés par l'extrémité interne des gros, ceux qui dérivent des deux segments plus petits continuent à être plus petits que les autres, de sorte que pendant toute la segmentation un pôle du blastoderme est formé de segments plus petits et le blastoderme présente une symétrie bilatérale (2). La segmentation partielle aboutit à la formation d'un blastoderme couvrant un pôle de l'œuf, mais contrairement au blastoderme des Vertébrés, formé d'une seule couche de cellules. Ce blastoderme devient de très bonne heure épais à son bord de deux ou trois cellules et les cellules inférieures à la surface constituent la couche d'où proviendront le mésoblaste (3) et l'hypoblaste (fig. 118, *ms*). La formation du mésoblaste au bord du blastoderme est un phénomène équivalent à sa formation aux lèvres du blastopore dans tant d'autres types. La couche externe forme l'épiblaste.

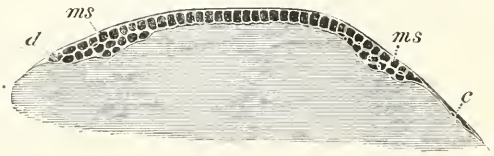


Fig. 118. — Coupe du blastoderme d'un œuf de Calmar au commencement du 4e jour (d'après Bobretsky) (*).

(1) Chez le Poulpe et l'Argonaute (Lankester), aussitôt que la formation du blastoderme est achevée, la position de l'œuf dans la coque est renversée de telle sorte que le pôle de segmentation se place près du pédoncule.

(2) Je ne connais pas la relation de cet axe de symétrie avec l'axe du futur embryon.

(3) D'après Ussow, le blastoderme avant la formation du mésoblaste se divise nettement en trois régions, l'une centrale circulaire de cellules claires, l'autre moyenne annulaire de cellules à protoplasma plus dense (aire opaque) et la troisième périphérique formée de segments incomplètement séparés et en continuité avec la couche protoplasmique encore indivise qui entoure le pôle nutritif de l'œuf. Le mésoblaste commence à se former, non au bord du blastoderme, mais au niveau de la région moyenne et par division de ses cellules. Il s'étend ensuite vers la périphérie et surtout dans la région centrale tant par la multiplication de ses éléments que par l'addition de nouvelles cellules dérivant de la division des éléments du blastoderme sus-jacent. Ce serait là la seule origine du mésoblaste qui ne recevrait aucun élément formé dans le vitellus nutritif.

La membrane péri-vitelline dont il va être question ne serait qu'une couche mésoblastique différenciée (Ussow, Untersuchungen über die Entwickelung der Cephalopoden. *Archiv. d. biologie*, II, 1881) (*Trad.*).

(*) *ms*, mésoblaste. — *d*, cellule du bord du blastoderme. — *c*, une des cellules de segmentation.

Le blastoderme tout entier ne dérive pas des sphères de segmentation, mais, comme l'a découvert Lankester (n. 282), un certain nombre de noyaux apparaissent spontanément dans le vitellus et en dehors du blastoderme qui s'entourent plus tard d'un corps cellulaire. Ils font leur apparition près de la surface, mais non à la surface, s'étendant d'abord en une série annulaire au-delà du bord du blastoderme, mais ils apparaissent plus tard indistinctement sur toutes les parties de l'œuf. Ils ne prennent pas part à la formation de l'épiblaste, mais sembleraient, d'après Lankester, aider à la formation de la couche inférieure de cellules et aussi d'une couche de cellules aplaties qui finit par envelopper complètement le vitellus et que l'on peut appeler membrane péri-vitelline (*yolk membrane*). Les cellules de la membrane péri-vitelline font d'abord leur apparition au bord épaissi du blastoderme. De ce point elles s'étendent en dedans sous le centre du blastoderme (fig. 123, *m'*) et avec les cellules épiblastiques en dehors autour de tout le vitellus, de sorte que bientôt (le dixième jour chez le Calmar) le vitellus est complètement enveloppé par une membrane cellulaire.

En dehors de la région germinative, le blastoderme est formé de deux couches, un épiblaste aplati et la membrane péri-vitelline. Dans la région du disque germinatif originel, les cellules de l'épiblaste deviennent columnaires et au-dessous d'elles est situé un anneau de cellules qui peu à peu s'étendent vers le centre de façon à former enfin une couche inférieure complète. Au-dessous de cette couche est la membrane péri-vitelline dont il vient d'être parlé.

Avant de décrire les transformations ultérieures des divers feuillets, il est nécessaire de dire quelques mots des caractères extérieurs de l'embryon. Chez le Céphalopode adulte on doit, pour la comparaison avec les autres Mollusques, appeler l'espace étroit entouré par les bras qui renferme la bouche, face ventrale; le sommet aboral, face dorsale; et ce que l'on appelle d'ordinaire face supérieure, face antérieure; et face postérieure la face d'ordinaire dite inférieure.

Dans cette terminologie, le centre du blastoderme originel est le sommet dorsal de l'embryon. Dans les formes typiques à grand sac vitellin, l'embryon tout entier dérive du disque germinatif primitif, la partie du blastoderme qui se continue en une mince couche sur le reste de l'œuf forme un large sac vitellin ventral appendu à la tête de l'embryon. La description suivante s'applique spécialement à deux types qui forment les extrêmes de la série sous le rapport du développement du sac vitellin. Le premier, pourvu d'un large sac vitellin, est la Seiche, dont Kölliker dans son mémoire classique (n. 281) a publié une série de magnifiques figures. Le second à sac vitellin petit est la larve pélagique d'un adulte inconnu, décrite par Grenacher (n° 280).

Dans un jeune blastoderme de Seiche vu par la face dorsale on aperçoit une série d'organes qui sont représentés dans la figure 119 A. Au milieu est une proéminence un peu rhomboïdale qui forme le rudiment du manteau (*mt*) ; à son centre une fossette, la glande coquillière. De chaque côté du manteau se trouve un repli un peu recourbé (*f*). Ces replis finissent par se réunir pour former l'entonnoir ; ils sont divisés en deux parties par un petit corps qui forme le cartilage de l'entonnoir. La plus petite partie du repli située du côté postérieur donne naissance à l'entonnoir ; la partie antérieure devient (Kölliker) le muscle puissant qui rattache l'entonnoir au cartilage cervical. En avant et sur les côtés sont deux corps réniformes, les fossettes optiques (*oc*) ;

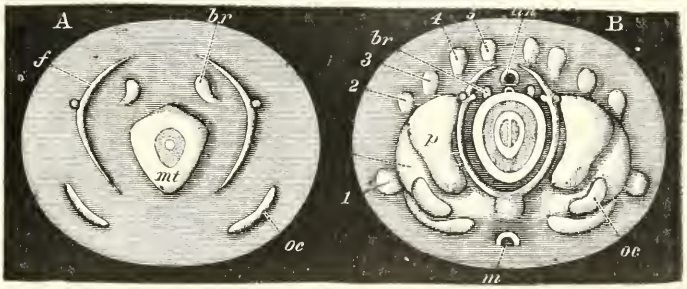


Fig. 119. — Deux vues de face du disque germinatif de la Seiche (d'après Kölliker) (*).

derrière le manteau on voit deux bourgeons, *br*, rudiments des branchies.

A un stade un peu plus avancé des rudiments des deux paires postérieures de bras font leur apparition en dehors et en arrière des rudiments de l'entonnoir. La tête est indiquée de chaque côté par une paire d'épaississements latéraux dont l'externe porte les yeux. L'embryon tout entier devient alors cilié, mais la présence des cils ne détermine pas la rotation habituelle. Un peu plus tard, la seconde, la troisième et la quatrième paire de bras font leur apparition un peu en avant de ceux qui existent déjà. Les portions postérieures des rudiments de l'entonnoir se rapprochent et les antérieures rejoignent les rudiments du cartilage cervical. Les branchies commencent à être recouvertes par le bord du manteau qui forme alors un repli saillant marqué. A une période un peu plus avancée, on peut voir deux nouveaux rudiments, les invaginations orale (fig. 119 B, *m*) et anale, dont la dernière est extrêmement peu accusée et apparaît au sommet d'une petite papille que l'on peut appeler la papille anale. Ces invaginations se forment aux deux pôles opposés (antérieur et

(*) *mt*, manteau. — *oc*, œil. — *f*, replis de l'entonnoir. — *br*, branchies. — *an*, portion postérieure de la cavité digestive. — *m*, bouche. — 1, 2, 3, 4, 5, bras. — *p*, lobe céphalique.

postérieur) du blastoderme. Peu après, le rudiment de la première paire de bras apparaît très en avant des autres rudiments, sur les côtés de la paire externe d'épaississements céphaliques (fig. 119 B, 1).

La figure 119 B représente une vue de la face dorsale d'un embryon à ce stade. Au centre est le manteau avec la glande coquillière qui fait maintenant une saillie considérable, au-dessus de la surface générale. Concentriquement avec le bord du manteau sont les deux moitiés de l'entonnoir, la moitié antérieure rejoignant le cartilage dorsal ou cervical et les moitiés postérieures se rapprochant l'une de l'autre. L'invagination orale se montre en *m* et l'invagination anale immédiatement en avant de *an*. Les branchies presque recouvertes par le manteau se voient en *br*. En *p* sont les épaississements céphaliques et l'œil en *oc*. Les bras 1 à 5 forment un cercle en dehors de ces parties. L'embryon tout entier, à l'exception des branchies, de l'entonnoir et du bord externe du blastoderme, est richement cilié.

L'embryon jusqu'à ce moment a eu la forme d'un disque ou d'une cupule reposant à la surface du vitellus. Après cette période il prend rapidement sa forme de dôme permanente et devient séparé en même temps du vitellus par un repli. Le blastoderme s'étend très lentement autour du vitellus, et le vitellus tout entier n'est complètement enveloppé qu'à un stade beaucoup plus avancé que celui représenté dans la figure 119 B. Aussitôt que le blastoderme recouvre le sac vitellin, des cils vibratiles apparaissent à sa surface. Le manteau s'étend très rapidement et son bord libre se projette bientôt au-dessus de l'entonnoir et des branchies. Lorsque les deux moitiés de l'entonnoir se sont soudées en un tube, il vient à faire de nouveau saillie au-delà du bord du manteau.

Après l'achèvement de ces transformations, l'embryon a acquis nettement l'aspect d'une Seiche. Trois stades de ces transformations sont représentés dans la figure 120.

A la face ventrale de l'embryon est attaché l'énorme sac vitellin externe qui est en continuité avec une division interne située dans le corps de l'embryon. On comprendra facilement les relations générales de l'embryon et du vitellus en se reportant à la coupe longitudinale du Calmar (fig. 137).

Les bras augmentent graduellement de longueur et la seconde paire passe en avant de la première de façon à être située définitivement tout à fait en avant de la bouche. Les bras viennent ainsi à former un cercle complet entourant la bouche, la seconde paire originelle et non, comme on pourrait le supposer, la première complétant le cercle en avant. La seconde paire forme les grands bras de l'adulte.

Lorsque l'embryon a atteint plus ou moins complètement sa forme définitive (fig. 120 C), il augmente rapidement de volume relativement

au sac vitellin. Ce dernier est d'abord quatre ou cinq fois aussi gros que l'embryon, mais au moment de l'éclosion l'embryon est deux ou trois fois aussi gros que le sac vitellin.

Le Calmar diffère principalement de la Seiche en ce que le vitellus est de bonne heure recouvert par le blastoderme, et en ce que l'embryon exécute dans la capsule de l'œuf la rotation si caractéristique des autres Mollusques.

Chez l'Argonaute, le sac vitellin est plus petit encore que chez le Calmar et le vitellus est de bonne heure complètement enveloppé par le blastoderme.

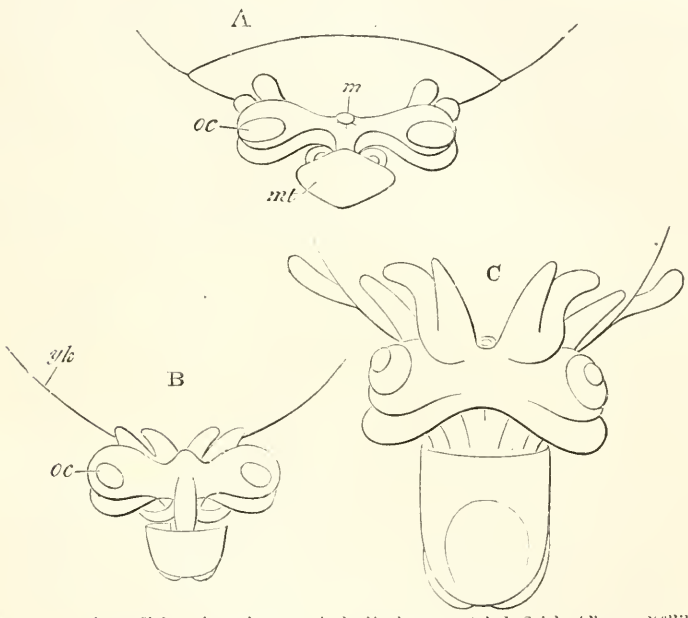


Fig. 120. — Vues de profil de trois stades avancés du développement de la Seiche (d'après Kölliker) (*).

Un sac vitellin extérieur bien développé existe pendant le commencement de la vie embryonnaire, mais est complètement rétracté dans le corps avant l'éclosion. Des cils apparaissent de très bonne heure sur le blastoderme, mais disparaissent lorsque le vitellus est aux deux tiers enveloppé. Il n'y a pendant la vie embryonnaire aucune trace de coquille, mais le manteau et d'autres parties du corps se couvrent de paquets particuliers de fines soies. La glande coquillière se développe normalement tant chez le Poulpe que chez l'Argonaute, mais disparaît sans se fermer pour former un sac (Lankester).

La larve pélagique de Décapode, décrite par Grenacher, qui forme mon second type, doit être mise sous le rapport du développement du sac vitellin en opposition avec la Seiche. La segmentation, comme

(*) *m*, bouche. — *yk*, sac vitellin. — *oc*, œil. — *mt*, manteau.

chez les autres Céphalopodes, est partielle, mais le blastoderme enveloppe presque complètement le vitellus avant qu'aucun organe ne soit développé, et il n'existe pas de sac vitellin externe. Un peu avant la fermeture du blastopore vitellin, le manteau se forme comme une légère proéminence du pôle blastodermique de l'œuf, et dès ce stade précoce est caractérisé par la présence de chromatophores. Le bord du blastoderme est cilié. A un stade un peu plus avancé, l'embryon devient plus cylindrique, le bord du manteau est indiqué par un repli qui divise transversalement l'embryon en deux parties inégales : une région plus petite couverte par le manteau et une région plus grande qui lui est extérieure. Le vitellus est encore à découvert en un point, mais les rudiments de la fossette optique et de deux paires de bras ont fait leur apparition. Les bras les premiers formés sont en apparence les antérieurs et non, comme chez la Seiche, les postérieurs.

A un stade plus avancé encore représenté de profil et par la face postérieure dans les figures 121 A et B, des changements considérables

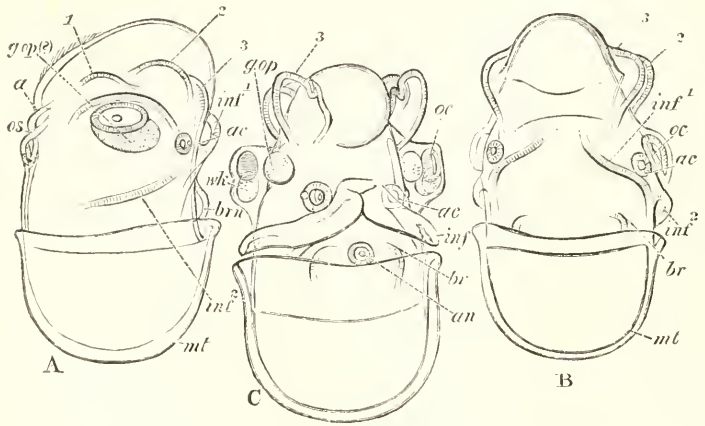


Fig. 121. — Trois embryons d'un Céphalopode à très petit sac vitellin (d'après Grenacher) (*).

se sont effectués. Le blastopore vitellin est presque, bien que non entièrement, fermé. Le repli palléal (*mt*) est beaucoup plus saillant et à la face postérieure, au niveau de son bord, se voient les rudiments de branchies (*br*). L'entonnoir se montre sous la forme de deux replis indépendants de chaque côté (*inf*¹ et *inf*²) qui semblent correspondre aux deux divisions des rudiments de l'entonnoir de la Seiche. L'œil a subi des changements considérables. Près de chacun des rudiments de l'entonnoir, on peut voir un nouvel organe sensoriel, le sac audi-

(*) *a*, blastopore. — *br*, branchies. — *inf*¹ et *inf*², replis postérieur et antérieur de l'entonnoir. — *g.op*, ganglion optique (?). — *oc*, œil. — *wk*, corps blanc. — *ac*, fossette auditive. — *os*, stomodæum — *an*, anus. — *mt*, manteau. — 1, 2, 3, 1re, 2e et 3e paires de bras.

tif (*ac*). L'extrémité ventrale (supérieure dans la figure) du corps forme une protubérance marquée, probablement équivalente au pied des autres Mollusques (voy. p. 254), sur les côtés de laquelle on voit les rudiments des bras (1, 2, 3). Aux deux paires déjà formées, s'en est ajoutée une troisième du côté postérieur. Le blastopore est situé du côté antérieur de la protubérance ventrale et immédiatement au-dessus de lui est une invagination (*os*) qui donne naissance au stomodæum. La ciliation du bord du blastopore persiste encore, mais ne détermine pas la rotation de l'embryon.

A des stades plus avancés (fig. 121 C), le blastopore se ferme et la région recouverte par le manteau augmente de longueur relativement au reste du corps. Les moitiés ventrales de l'entonnoir, chacune en forme de gouttière, se soudent de façon à former un tube unique (*inf*) de la même manière que chez la Seiche. Un proctodæum peu profond (*an*) se forme entre les deux branchies. Les yeux (*oc*) font saillie sur les deux côtés et les bras s'allongent considérablement.

Plus tard encore, une quatrième paire de bras est surajoutée comme un bourgeon des deux bras de la paire postérieure, et avec l'allongement des bras apparaissent les ventouses. La bouche est peu à peu reportée en haut de façon à être entourée par les bras. La ciliation de la surface s'étend davantage.

Pendant tout ce développement, l'intérieur de l'embryon est rempli de vitellus bien qu'il n'existe pas de sac vitellin extérieur. Le sac vitellin interne se divise en trois régions, une région céphalique, une région cervicale, une région abdominale. La région cervicale est la première à être résorbée; la portion céphalique remplit la protubérance ventrale dont il a déjà été parlé. La région postérieure vient à être remplacée par le foie qui en remplit exactement l'espace, à mesure qu'il absorbe la substance qui l'occupait.

Il convient de compléter l'exposé du développement des Céphalopodes par une courte histoire de leurs feuillets germinatifs et par une description du manteau, de la coquille et de l'entonnoir plus complète que celle donnée dans les pages précédentes.

Nous avons déjà vu que, dans la région du disque germinatif, une épaisse couche de cellules s'interpose entre l'épiblaste et la membrane péri-vitelline. Cette couche (fig. 123, *m*) est principalement mésoblastique, mais contient aussi les éléments qui forment le revêtement de la cavité alimentaire. Ses cellules commencent à se différencier en mésoblaste et hypoblaste après que la glande coquillière est représentée par une fossette assez profonde. Le mode de différenciation se voit dans la figure 122. Du côté postérieur du manteau, au point marqué sur la figure 119 B, *an*, il se forme une cavité entre la membrane péri-vitelline et les cellules mésoblastiques (fig. 122, *pdh*). Cette cavité est le commencement de l'extrémité anale du mésentéron et les cellu-

les columnaires qui la tapissent constituent l'hypoblaste. Le reste des cellules inférieures à l'épiblaste forme le mésoblaste. Le mésentéron s'étend peu à peu jusqu'à rencontrer le stomodæum (fig. 137). Le

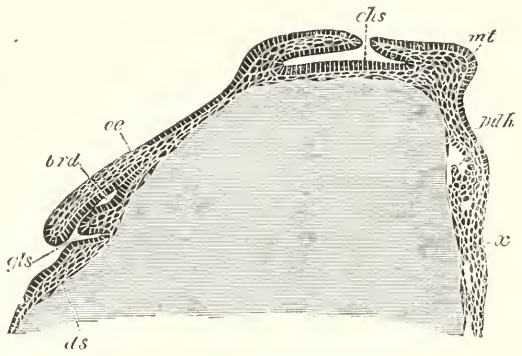


Fig. 122. — Coupe longitudinale verticale d'un embryon de Calmar lorsque la cavité mésentérique commence à se former (d'après Bobretsky) (*).

proctodæum est formé par une dépression peu profonde près de la partie la première formée du mésentéron.

Le mésoblaste donne naissance non seulement aux organes formés d'ordinaire par cette couche, mais aussi aux centres nerveux, etc.

Le manteau et la coquille. — Le manteau apparaît d'abord comme un épaississement de l'épiblaste à la face dorsale de l'embryon. Le

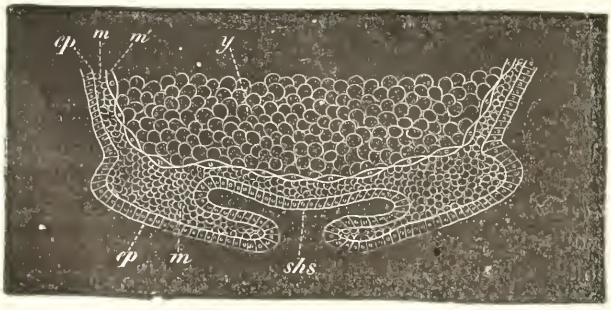


Fig. 123. — Diagramme d'une coupe verticale de la région du manteau d'un embryon de Calmar (emprunté à Lankester) (cette figure est tournée en sens contraire de la figure 122) (*).

tégument épaissi avec le mésoblaste sous-jacent forme bientôt une protubérance définie au centre de laquelle apparaît une fossette cir-

(*) *gls*, glande salivaire. — *brd*, gaine de la radula. — *œ*, œsophage. — *ds*, sac vitellin. — *chs*, glande coquillière. — *mt*, manteau. — *pdh*, mésentéron. — *x*, épaississement épiblastique entre les replis de l'entonnoir.

(*) *ep*, épiblaste. — *y*, vitellus nutritif. — *m*, mésoblaste. — *m'*, membrane péri-vitelline cellulaire. — *shs*, glande coquillière.

culaire (fig. 122, *chs* et 123, *shs*). Cette fossette, dont il a été déjà parlé comme de la glande coquillière, ressemble beaucoup à la glande coquillière des autres Mollusques. Le repli qui entoure le bord de cette dépression s'avance en dedans de façon à circonscrire peu à peu un orifice qui ne tarde pas à être complètement fermé; la glande forme ainsi un sac clos tapissé par l'épiblaste qui s'étend dans une direction antérieure (fig. 122 et 137, *eih*).

Les bords du manteau commencent alors à faire saillie surtout du côté postérieur (fig. 137), et dans la cavité limitée par cette lèvre saillante sont situés l'anus (*an*), les branchies, etc. La lèvre saillante du manteau est à la fois formée d'épiblaste et de mésoblaste. Le côté antérieur du manteau est tout entier rempli par le sac coquillier allongé (*eih*) dans lequel la coquille ou plumule est bientôt sécrétée.

On rencontre, dans la comparaison de la glande coquillière des Céphalopodes avec celle des autres Mollusques, certaines difficultés que fera bien comprendre la citation suivante de Lankester (1).

« La position et le mode de développement de la glande coquillière des Céphalopodes sont exactement les mêmes que chez les autres embryons de Mollusques figurés dans ce mémoire. Nous sommes par conséquent en droit de conclure d'après les faits embryologiques que le sac de la plumule des Céphalopodes est identique avec la glande coquillière des autres Mollusques.

« Mais ici, exemple frappant de l'action réciproque des diverses sources d'information dans la biologie généalogique, la paléontologie vient se mettre en opposition avec l'embryologie. Je tiens pour certain que si nous ne possédions pas de restes de Céphalopodes fossiles, la conclusion que le sac de la plumule est un développement spécial de la glande coquillière serait nécessairement acceptée.

« Mais la considération de la nature de la coquille des Bélemnites et ses rapports avec l'os de la Seiche actuelle apportent un nouveau jour sur ce sujet. En réservant toute opinion arrêtée sur la question, voici brièvement quelle est l'hypothèse que suggèrent les faits connus sur les Bélemnitides. La coquille complète d'une Bélemnite est essentiellement une coquille de Nautile redressée (c'est-à-dire une coquille externe héritée d'un parent nautiliforme) qui, comme la coquille nautiloïde de la Spirule, a été enveloppée par des prolongements du manteau, et, à la différence de cette dernière, a reçu de ce revêtement de formation récente une addition considérable de matière calcaire. A la face inférieure de la coquille nautiloïde devenue interne, du phragmocône, se sont déposées une série de couches de matière calcaire formant la garde ; au-dessus, la coquille s'est étendue dans la chambre spacieuse formée par les replis du manteau de façon à former le pro-ostracum aplati penniforme de Huxley.

« Chez les Bélemnites les replis du manteau qui recouvraient ainsi la coquille cloisonnée originelle, et y ajoutaient de nouvelle substance, étaient-

(1) Development of the Pond-Snail (*Quart. Journ. of micr. science*, 1874, pp. 371-374).

ils complètement clos de façon à former un sac, ou restaient-ils en partie ouverts avec les bords simplement contigus? Il n'est pas possible de répondre à cette question.

« Chez la Spirule, nous avons une coquille originellement externe enveloppée par le sac palléal, mais non enrichie par lui de nouvelle substance.

« Chez le *Spirulirostra*, espèce fossile des terrains tertiaires, nous trouvons une coquille très semblable à celle de la Spirule, pourvue d'une petite garde de structure lamellaire développée comme chez la Bélemnite (voy. les fig. dans Bronn, *Klassen und Ordnungen des Thierreichs*).

« Chez les Bélemnites, la coquille nautiloïde originelle est petite, comparée à celle du *Spirulirostra*. Elle semble atteindre sa plus grande diminution dans le genre de Huxley *Xiphoteuthis*. La série *Spirula*, *Spirulirostra*, *Xiphoteuthis*, *Belemnites*, nous montre donc l'enveloppement d'une coquille externe par des expansions du manteau (comme chez l'Aplysie), l'addition à cette coquille de matière calcaire sécrétée par les parois du sac qui l'enveloppe, et le changement graduel des proportions relatives du noyau originel (le phragmocône nautiloïde) et des éléments surajoutés proostracaux et rostraux, tendant à la disparition du noyau, c'est-à-dire de la coquille externe originelle. Si cette vue sur la nature des coquilles des Céphalopodes est exacte, il est évident que la glande coquillière et son tampon n'ont rien de commun avec elles. La glande coquillière doit avoir précédé la coquille nautiloïde originelle et doit être recherchée sous ce rapport lorsque l'on pourra étudier l'embryologie du Nautile. Maintenant tout prouve la ressemblance intime des Bélemnites avec les Dibranchiaux actuels. Les petits crochets des bras, la poche à encre, les mandibules cornées et la forme générale du corps ne laissent place à aucun doute à ce sujet ; il est plus que probable que les Dibranchiaux actuels sont des descendants modifiés des Bélemnitides mésozoïques. S'il en est ainsi, la plumule du Calmar et l'os de la Seiche doivent être rattachés à la coquille plus complète de la Bélemnite. Cela n'est pas difficile si nous supposons que la coquille originellement externe, le phragmocône, autour de laquelle comme d'un noyau se sont développés la garde et le proostracum, a fini par disparaître. Les replis enveloppants du manteau restent à l'état de sac et jouent leur rôle, sécrétant la coquille chitino-calcaire des Dibranchiaux vivants dans laquelle on peut reconnaître des parties correspondant au proostracum et probablement aussi à la garde de la Bélemnite. S'il en est ainsi, si la plumule du Calmar et l'os de la Seiche correspondent à la coquille entière de la Bélemnite moins le phragmocône, il est évident que le sac qui se développe de si bonne heure chez le Calmar et qui semble correspondre à la glande coquillière des autres Mollusques ne peut avoir cette signification. Le sac ainsi formé chez le Calmar doit être considéré comme représentant le sac formé par l'accroissement primitif d'expansions du manteau autour de la jeune coquille nautiloïde des ancêtres Bélemnitoïdes et n'a par conséquent aucune signification pour le groupe tout entier des Mollusques ; c'est un organe spécial appartenant seulement à la tige des Dibranchiaux, semblable mais non nécessairement en connexion génésique avec le repli du manteau dans lequel est cachée la coquille de l'Aplysie adulte et de ses congénères. La plumule des Céphalopodes ne représenterait donc pas le tampon de la glande coquillière. A propos de cette hypothèse, il est à remarquer que je

n'ai trouvé dans l'histoire embryonnaire des Dibranchiaux vivants aucune trace d'organe représentant le phragmocône ; il est possible, en outre, bien qu'on ne puisse pas attacher grande importance à cette suggestion, que le sac coquillier des Dibranchiaux tel qu'il se montre dans les premiers stades de l'embryon du Calmar, etc., se soit fusionné avec les restes persistants d'une glande coquillière embryonnaire. Lorsque l'on connaîtra l'embryologie du *Nautilus pompilius*, nous saurons probablement avec quelque certitude ce que devient la glande coquillière des Mollusques dans le groupe des Céphalopodes. »

L'entonnoir. — Les traits généraux du développement de l'entonnoir ont déjà été indiqués d'une manière suffisante. Les replis par lesquels il est formé sont constitués à la fois par l'épiblaste et le mésoblaste. Le mésoblaste de la partie antérieure de chaque moitié de l'entonnoir semblerait donner naissance à un muscle qui va du cartilage cervical à l'entonnoir proprement dit. Les parties postérieures se rapprochent peu à peu, mais se rejoignent d'abord à la face ventrale. Les deux replis forment d'abord seulement les côtés d'une gouttière ou d'un tube imparfait (fig. 121 C et 134, *ff*), mais bientôt les bords libres s'unissent, formant un tube parfait, qui ne présente aucune trace de son origine primitive par la coalescence de deux moitiés. Chez le Nautile, les deux moitiés restent séparées d'une manière permanente, mais chevauchent l'une sur l'autre de façon à fonctionner comme un tube.

Polyplacophores. — Les caractères extérieurs de l'embryon du *Chiton* sont connus depuis longtemps par les observations classiques de Loven (n° 285), la formation des feuillets et les phénomènes internes du développement ont récemment été élucidés par Kowalevsky (n° 284). Les œufs sont pondus en avril, mai et juin, et sont enveloppés d'une sorte de chorion à protubérances calcaires. La segmentation reste régulière jusqu'à la formation de soixante-quatre segments. Les cellules de la moitié formative de l'œuf se divisent alors plus rapidement que les autres ; il se forme de cette manière une sphère allongée, dont une moitié est composée de petites cellules et l'autre moitié de cellules plus grosses. Elle est creusée d'une petite cavité de segmentation. D'après leur destinée, l'hémisphère de cellules plus petites peut être appelé le pôle antérieur et l'hémisphère de cellules plus grosses le pôle postérieur. Une involution des cellules au sommet du pôle postérieur (mais non de l'hémisphère entier de cellules plus grosses) s'effectue alors et donne naissance à l'archentéron. En même temps il se forme un double anneau équatorial de grosses cellules à la limite des deux hémisphères, ces cellules deviennent ciliées et forment le voile. Au sommet du pôle antérieur se montre une touffe de cils ou d'abord un flagellum unique (fig. 116, III et IV).

A la période suivante du développement, le blastopore qui, jusque-

là, a eu la forme d'un pore circulaire situé à l'extrémité postérieure du corps, subit une série de changements très remarquables. En même temps que la larve s'allonge, il se porte à la face ventrale et se prolonge en avant, jusqu'au voile, en forme de gouttière. Puis la partie moyenne de la gouttière se transforme en un tube qui s'ouvre extérieurement en avant, et en arrière communique avec l'archentéron. Les parois de ce tube se soudent plus tard, en oblitèrent la lumière et déterminent

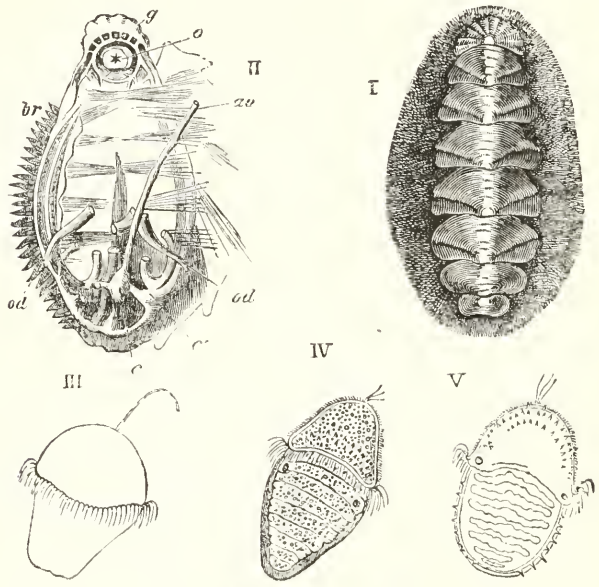


Fig. 124 (empruntée à Huxley).

I, *Chiton Wossnessenskii* (d'après Middendorf).
II, *Chiton* disséqué pour montrer : *o*, la bouche. — *g*, le collier nerveux. — *ao*, l'aorte. — *c*, le ventricule. — *c'*, une oreillette. — *br*, la branchie gauche. — *od*, l'oviducte (d'après Cuvier).
III, IV, V. Stades du développement du *Chiton cinereus* (d'après Loven).

nécessairement en même temps la fermeture du blastopore. Le tube lui-même est par là converti en une plaque de cellules située à la face ventrale entre l'épiblaste et l'hypoblaste (1).

Pendant ces transformations, le mésoblaste fait son apparition. Il dérive des cellules latérales et ventrales de l'hypoblaste.

Après la formation des feuillets germinatifs le développement de la larve progresse rapidement. Il se forme immédiatement en arrière du voile une gouttière transversale qui est particulièrement profonde à la face ventrale; le stomodæum est dû à une invagination de la paroi

(1) Il y a une ressemblance frappante entre les transformations du blastopore chez le Chiton et la formation du canal neurentérique des Chordata ; surtout si Kowalevsky est exact en établissant que les nerfs pédieux dérivent de la plaque ventrale.

antérieure de la partie la plus profonde de cette gouttière. En arrière du stomodæum, le reste de la face ventrale se développe en un pied aplati.

La surface dorsale postérieure au voile constitue le manteau et est divisée par six ou sept gouttières transversales en espaces semblables à des segments que l'on peut appeler les plaques palléales (fig. 124, IV). Ces espaces semblent correspondre à autant de glandes coquillières étalées immédiatement en arrière du voile, les yeux apparaissent comme deux taches noires (fig. 124, IV).

Pendant que ces transformations extérieures s'effectuent, l'archentéron subit aussi des modifications considérables. La région antérieure donne naissance, suivant Kowalevsky, à un sac dorsal (?) dans lequel se forme la radula, tandis que le foie se constitue aux dépens des deux diverticulums latéraux de la même cavité.

D'après cet exposé, il semblerait que Kowalevsky considère l'œsophage et le sac de la radula comme dérivant l'un et l'autre des parois de l'archentéron et non du stomodæum. Une telle origine de ces organes est sans analogue chez les Mollusques.

La larve éclôt vers cette époque et après avoir nagé quelque temps se fixe par le pied, perd ses organes larvaires, ses cils, etc., et développe la coquille.

La coquille se montre d'abord pendant la vie larvaire sous la forme de spicules sur le milieu et les côtés de la tête et plus tard sur le milieu et les côtés des plaques palléales post-orales (fig. 124, V). La coquille permanente apparaît un peu plus tard comme une série de plaques calcaires médianes et latérales, d'abord sur la partie postérieure de l'aire du voile, et ensuite sur les plaques palléales en arrière. Les trois îlots calcaires de chaque plaque se soudent et donnent naissance aux plaques permanentes de la coquille. Les spicules primitifs sont rejetés sur les côtés où ils persistent en partie et sont en partie remplacés par de nouveaux spicules.

Le système nerveux se forme pendant la vie larvaire comme quatre cordons longitudinaux, deux latéraux, les cordons branchiaux, et deux ventraux, les cordons pédieux. Des renflements pairs antérieurs des cordons pédieux se rejoignent en avant de la bouche pour former l'anneau œsophagien. Les cordons pédieux et leurs dérivés sont considérés par Kowalevsky comme tirant leur origine des parties latérales de la plaque formée par la métamorphose du blastopore. La partie médiane de la plaque est encore visible après la formation de ces parties.

La principale particularité de la larve du Chiton (en dehors de la plaque ventrale spéciale) consiste dans l'allongement et la segmentation dorsale de la partie postérieure du corps. La situation du voile et ses

rapports avec la bouche sont normaux, la position des yeux en arrière de lui est cependant anormale.

L'allongement et la segmentation de la partie postérieure du tronc doivent probablement être considérés comme indiquant que le Chiton s'est de bonne heure séparé du groupe principal des Odontophores dans une direction propre et *non* que les autres Odontophores descendent de formes ancestrales analogues au Chiton. La coquille des Mollusques, suivant cette opinion, ne doit donc pas dériver de l'une des plaques de la coquille du Chiton, mais les plaques du Chiton de la segmentation d'une coquille primitivement simple. La segmentation qu'elle montre est une segmentation que toutes les formes larvaires trochosphères semblent avoir eu la faculté d'acquérir. Mais la symétrie bilatérale du Chiton, qui est aussi bien marquée que celle des Lamellibranches, indique qu'il représente un phylum primitif des Odontophores.

Scaphopodes. — De Lacaze-Duthiers a fait connaître d'une manière complète les caractères extérieurs de la larve propre à ce groupe intéressant (n° 286).

La segmentation est inégale et conforme au type habituel des Mollusques. Lorsqu'elle est achevée, l'embryon prend une forme un peu allongée et à sa surface apparaissent une série de couronnes ciliées transversales. Aussitôt que ces couronnes sont formées, la larve éclôt et se met à nager à l'aide de ses cils. Il se forme en tout six bandes ciliées et en outre une touffe de cils (fig. 125, *a*) se développe dans une dépression de l'extrémité antérieure.

La larve, ainsi constituée, est très différente en apparence des larves décrites jusqu'ici et ses parties sont très difficiles à homologuer, les stades ultérieurs du développement montrent cependant que toute la région du corps occupée par les couronnes ciliées fait partie du champ du voile, tandis que la petite région papilliforme située en arrière est la partie post-vélaire de l'embryon. Cette dernière partie s'accroît rapidement et en même temps les couronnes ciliées se réduisent à quatre (fig. 125, 1) qui peu à peu se rapprochent les unes des autres, tandis que la région qui les porte augmente de diamètre. Les couronnes s'unissent enfin en une seule, portée par un bourrelet vélaire saillant (fig. 125, 2). Au centre de cette couronne est située la touffe terminale de cils sur une proéminence très réduite.

Pendant que ces changements s'effectuent dans le voile, la région post-vélaire est devenue de beaucoup la portion la plus considérable de l'embryon, de sorte que le voile forme un disque saillant à l'extrémité antérieure d'un corps allongé. Le manteau est formé par deux expansions latérales qui apparaissent près de l'extrémité postérieure, laissant entre elles une gouttière ventrale tapissée par des cils; à leur face dorsale se forme une coquille délicate. Les lobes du manteau

continuent à s'accroître, et pendant que le voile est le siège des changements qui viennent d'être décrits, ils se rejoignent et se soudent sur la ligne médiane ventrale et transforment la gouttière qui les sépare

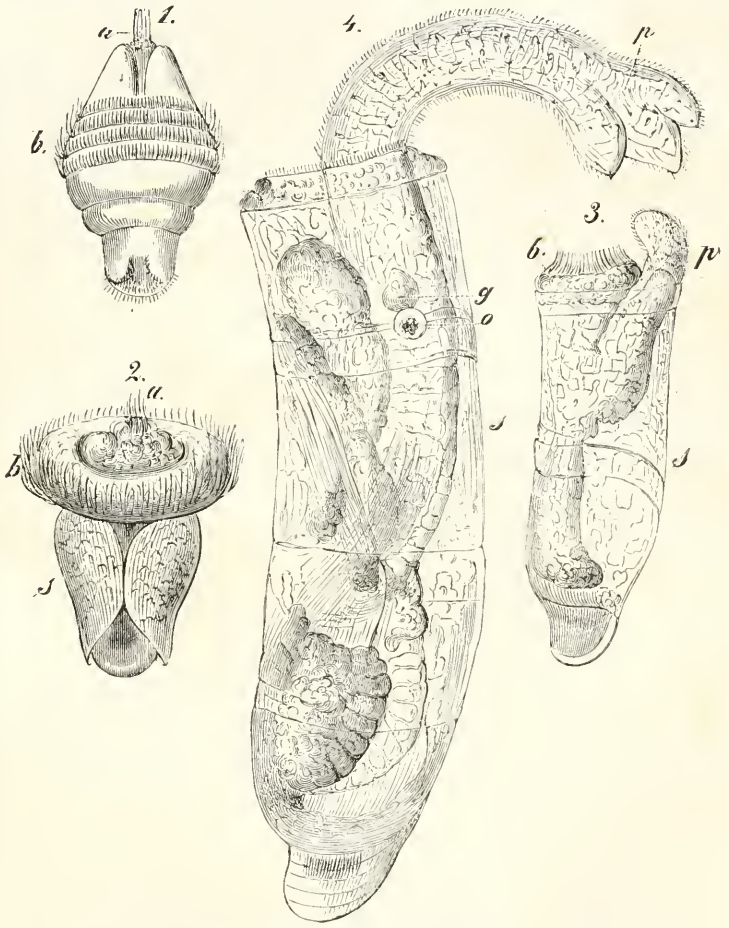


Fig. 125. — Quatre stades du développement du Dentale (emprunté à O. Schmidt, d'après de Lacaze-Duthiers) (*).

en un tube complet, ouvert en avant et en arrière. Un courant d'eau est déterminé dans ce tube par l'action des cils. La coquille qui a d'abord la forme d'un disque, comme la coquille des autres larves de Mollusques, se moule sur le manteau et devient ainsi tubulaire. A

(*) 1, embryon avec quatre couronnes de cils vibratiles. — 2, embryon plus avancé, au moment où les deux bords de la coquille se réunissent sur la ligne médiane ventrale. — 3, stade plus avancé : le manteau recouvre presque complètement le voile, le pied est déjà développé. — 4, larve immédiatement avant la disparition du voile.

b, couronnes de cils vibratiles. — *a*, houppe ciliée antérieure. — *s*, coquille. — *p*, pied. — *g*, ganglion pédieux. — *o*, otocyste.

l'extrémité antérieure du tube palléal qui d'abord ne recouvre pas le voile, se forme le pied. Il apparaît comme une protubérance de la paroi ventrale du corps, s'étend rapidement en avant (fig. 125, 3), devient trilobé (fig. 125, 4) comme chez l'adulte et cilié.

Lorsque ces transformations sont achevées, l'aspect de la larve diffère principalement de celui de l'adulte par la saillie du voile au delà du bord de la coquille (fig. 125, 4). Mais le voile commence bientôt à s'atrophier et la larve tombe au fond de l'eau. Le tube palléal et la coquille s'étendent en avant et enveloppent complètement le voile qui, bientôt après, achève de disparaître. La bouche se forme du côté ventral, du voile à la base du pied, et sur ses côtés apparaissent les tentacules particuliers si caractéristiques du Dentale adulte.

LAMELLIBRANCHES.

Les Larves des Lamellibranches ont d'une manière générale les mêmes caractères que celles des Gastéropodes et des Ptéropodes. Un stade trochosphère avec un voile, mais sans coquille, est suivi d'un stade véligère avec un voile plus développé encore, une coquille dorsale et un pied ventral.

La segmentation est inégale et d'une manière générale semblable à celle des Gastéropodes, mais le type à quatre grosses sphères vitellines spécialement caractéristique des Gastéropodes n'a été observé que chez le *Pisidium* et un type de segmentation semblable à celui de l'Anodonte (p. 89) semble être le plus fréquent.

Il y a une gastrula embolique ou épibolique, mais les stades ultérieurs de la formation des feuillets ont été observés d'une manière si incomplète et dans un si petit nombre de types qu'il n'est pas possible de rien exposer d'une manière générale à ce sujet. Ce que l'on sait à

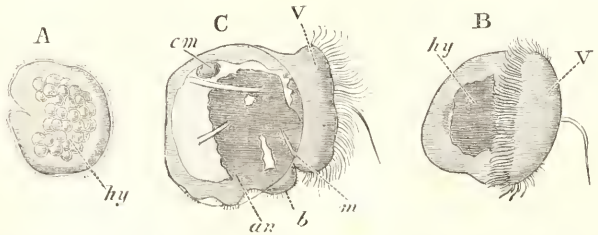


Fig. 126. — Trois stades du développement du *Cardium* (d'après Loven) (*).

ce propos sera mentionné avec la description du développement des types spéciaux.

(*) *hy*, hypoblaste. — *b*, pied. — *m*, bouche. — *an*, anus. — *V*, voile. — *cm*, muscle adducteur antérieur.

Le blastopore dans quelques cas se ferme au point où l'anus (*Pisidium*) et probablement dans d'autres cas la bouche se formera plus tard. Chez l'Anodonte il est décrit comme ne se fermant pas à un point correspondant à l'un de ces deux orifices, mais sur la face dorsale !

L'embryon prend une forme un peu ovoïde, et dans les larves marines libres il apparaît de très bonne heure en avant de la bouche un voile bien développé. Il est d'abord représenté d'après Loven par deux papilles et prend la forme d'un bourrelet circulaire armé de longs cils. Au centre du champ du voile est d'ordinaire un long flagellum unique (fig 126 B et C). Le voile ne devient jamais bilobé.

Aux stades plus avancés, après le développement de la coquille, le voile devient très rétractile et peut être presque complètement caché dans le manteau par l'action de muscles spéciaux. Il forme le principal organe de locomotion de la larve libre.

Dans quelques formes d'eau douce qui n'ont pas d'existence larvaire libre, le voile est très réduit (*Anodon*, *Unio*, *Cyclas*) ou même avorté (*Pisidium*). Dans ces formes aussi bien que chez le *Teredo* (fig. 127) et probablement d'autres formes marines (*Ostrea*), le flagellum central fait défaut. Loven a suggéré, quoique sans preuves directes, que les tentacules labiaux des Lamellibranches adultes sont les restes du voile. Le champ du voile est dans tous les cas le seul représentant de la tête. Dans quelques formes marines un revêtement ciliaire général apparaît avant la formation du voile ; chez le *Montacuta* et d'autres types il se développe comme chez beaucoup de Gastéropodes un paquet circum-anal de cils.

Fig. 127. — Taret (*Teredo*) et sa larve (empruntés à O. Schmidt d'après de Quatrefages). — Le voile est bordé de deux rangées de cils vibratiles.

Une glande coquillière apparaît de très bonne heure sur la face dorsale chez le *Pisidium*, le *Cyclas* et l'*Ostrea* et probablement chez la plupart des formes marines (fig. 128, *shs*). Elle a la forme d'une selle et est constituée par des cellules non ciliées allongées limitant une gouttière. Elle s'étale et à sa surface se forme la coquille qui paraît avoir d'ordinaire la forme d'une cuticule impaire en forme de selle sur les deux côtés de laquelle les valves se forment plus tard par un dépôt de sels calcaires. Chez le *Pisidium*, les deux valves sont, d'après Lankester, d'abord entièrement indépendantes et largement séparées ; cet auteur a suggéré, mais non démontré que le ligament de la coquille se développe dans la partie médiane de la gouttière de la glande coquillère.

Fig. 128. — Embryon de *Pisidium pusillum* (emprunté à Lankester) (*).

Les lobes du manteau apparaissent comme des expansions latérales du corps, ils atteignent d'ordinaire une extension considérable avant d'être couverts par la coquille. Chez l'Anodonte et l'*Unio* les lobes du manteau larvaire se forment cependant d'une manière un peu exceptionnelle et sont dès l'abord complètement recouverts par les valves de la coquille larvaire. Les lobes du manteau larvaire et la coquille chez l'Anodonte et chez l'Unio sont plus tard remplacés par des formations permanentes.

Les muscles adducteurs se forment bientôt après l'apparition de la coquille. Le postérieur apparaît quelquefois le premier (*Mytilus*), d'autres fois c'est l'antérieur qui se montre d'abord (*Cardium*).

Le pied se développe de la manière ordinaire comme une proéminence située entre la bouche et l'anus. Comparativement avec ce qui a lieu chez les Gastéropodes, il apparaît tardivement et dans un grand nombre de cas ne devient saillant qu'après que la coquille a atteint des dimensions considérables. Dans sa partie postérieure une paire de glandes du byssus provisoires sont développées par l'épiderme chez le *Cyclas* et d'autres formes. Dans d'autres cas (*Mytilus*) la glande du

(*) *f*, pied. — *m*, bouche. — *ph*, pharynx. — *gs*, estomac bilobé. — *pi*, intestin. — *shs*, glande coquillière.

byssus est permanente. La glande du byssus occupe à peu près la position de l'opercule des Gastéropodes et semblerait probablement correspondre à cet organe. La partie antérieure du pied est d'ordinaire ciliée.

Les branchies apparaissent assez tard dans le développement larvaire le long de la base du pied de chaque côté entre le manteau et le pied (fig. 120, *br*). Elles se développent sous la forme d'une rangée linéaire de papilles un peu bosselées ; une seconde rangée de papilles se forme plus tard. Les deux rangées donnent respectivement naissance aux deux branchies de chaque côté.

Les phénomènes ultérieurs du développement des branchies ont été étudiés par de Lacaze-Duthiers (n° 287) chez la Moule. La première rangée de papilles branchiales formée devient l'interne des deux branchies de l'adulte. Les papilles augmentent en nombre d'arrière en avant. Lorsqu'il en existe environ onze, leurs extrémités libres un peu renflées se soudent, les portions basilaires restant séparées par des fentes.

Le feuillet réfléchi de la branchie est formé par l'extrémité libre de la lamelle branchiale qui se recourbe sur elle-même du côté interne et revient vers la ligne d'insertion de la branchie. Le feuillet réfléchi n'est pas d'abord formé de filaments séparés, mais d'une membrane continue. Avant que cette membrane n'ait atteint une grande largeur, il s'y forme des perforations correspondant aux fentes intermédiaires entre les filaments du feuillet direct.

La branchie externe se développe exactement de la même manière, mais un peu plus tard que l'interne. Il commence à en apparaître des rudiments lorsqu'il existe environ vingt papilles de la branchie interne. Ses premières papilles se forment près du bord postérieur de la branchie interne et de nouvelles papilles viennent s'y ajouter, tant en avant qu'en arrière. Son feuillet réfléchi est dirigé du côté externe.

Chez la Moule les deux parties directe et réfléchie de chacun des filaments de la branchie sont réunies à larges intervalles par des processus extensibles, les « travées interlamellaires » et les filaments successifs sont rattachés par des connectifs ciliés. Dans un grand nombre d'autres types la coalescence des diverses parties de la branchie est poussée beaucoup plus loin. Le maximum de coalescence est peut-être atteint chez l'Anodonte et l'*Unio* (1).

Il semble se développer toujours dans le pied une paire de grosses otocystes, qui correspondent évidemment aux otocystes des Gastéropodes.

La larve possède souvent des yeux qui disparaissent de bonne heure chez l'adulte. Chez le *Montacuta* et d'autres types, il se forme une paire de ces organes à la base du voile de chaque côté de l'œsophage, non loin des otocystes, ils sont pourvus d'un cristallin.

(1) R.-H. Peck. Gills of Lamellibranch Mollusca (*Quart. Journ. micr. science*, XVII, 1877).

Une rangée d'organes semblables existe chez la larve du *Teredo* en avant du pied.

Cardium. — Le *Cardium pygmæum*, dont le développement a été étudié par Loven (n° 291), peut me servir d'exemple pour les Lamellibranches marins. Les œufs enveloppés d'une capsule assez épaisse sont fécondés dans le cloaque. La segmentation ressemble beaucoup à celle de la *Nassa* (voy. p. 90) et les petits segments enveloppent peu à peu les grosses sphères hypoblastiques, de sorte qu'il semble y avoir une gastrula par épibolie. Après que l'hypoblaste est enveloppé par l'épiblaste, un côté de l'embryon s'aplatit et se creuse d'une dépression assez profonde (fig. 126 A). D'après la description de Loven il me semble probable que la dépression du côté aplati occupe la position du blastopore et que cette dépression elle-même est le stomodæum. A ce stade l'embryon se revêt de cils courts qui déterminent sa rotation dans la capsule de l'œuf.

Immédiatement au-dessus de la bouche apparaissent deux petites papilles. Elles se séparent peu à peu et donnent naissance à un bourelet circulaire couvert de longs cils qui entoure l'embryon en avant de la bouche située elle-même à la face ventrale. Cet organe est le voile. A son centre est un long flagellum unique (fig. 126 B). Peu après la coquille se montre comme un organe en forme de selle sur la partie postérieure de la face dorsale de l'embryon. Elle est dès l'abord formée de deux valves qui se réunissent en arrière sans trace de charnière (fig. 126 C). Les deux valves s'accroissent rapidement et recouvrent en partie le voile; au-dessous d'elles les lobes du manteau se montrent bientôt comme des replis latéraux.

La cavité digestive s'est différenciée pendant ce temps (fig. 126 C). Elle consiste en une bouche (*m*) et un œsophage cilié dérivés probablement du stomodæum, un estomac et un intestin dérivés du véritable hypoblaste et un organe hépatique consistant en deux lobes séparés ouverts dans l'estomac. L'anus (*an*) apparaît non loin en arrière de la bouche ; entre les deux orifices est un rudiment de pied très peu développé (*b*). Le muscle adducteur antérieur (*cm*) apparaît à ce stade, le muscle postérieur n'étant pas encore différencié.

La larve est alors prête à éclore, mais son développement ultérieur n'a pas été suivi.

Ostrea. — Les larves d'Huître figurées par Salenky (n° 293) montrent une grande ressemblance avec celles du *Cardium*. Le voile est cependant constitué par une simple couronne de cils sans flagellum central. Le proctodæum semble se former après le stomodæum, et le premier stade figuré est trop avancé pour faire connaître la position du blastopore (1).

(1) Chez l'*Ostrea virginiana* (*), la segmentation est analogue à celle de la *Nassa* (p. 90) et aboutit à la formation d'une calotte de cellules épiblastiques entourant une sphère hypoblastique unique. Celle-ci finit par se diviser et l'embryon devient discoïdal, puis par l'invagination des cellules hypoblastiques prend la forme de gastrula embolique ; une cavité sépare l'épiblaste de l'hypoblaste. Selon Brooks le blastopore

(*) W.-K. Brooks. Development of the american Oyster (*Ostrea virginiana*) (*Report of the commissionners of fisheries of Maryland*, 1880).

Pisidium. — Le développement du *Pisidium* a été étudié par Lankester (n° 239). L'œuf est revêtu d'une membrane vitelline et se développe dans une poche incubatrice à la base de la branchie interne.

La segmentation commence par une division de l'œuf en quatre sphères égales dont chacune, comme chez tant d'autres Mollusques, produit par bourgeonnement une petite sphère. Les stades plus avancés de la segmentation n'ont pas été suivis en détail, mais il en résulte la formation d'une blastosphère. Une invagination se produit alors probablement au pôle inférieur et donne naissance à un sac archentérique.

Puis l'embryon augmente rapidement de dimension, le blastopore se ferme et le sac archentérique forme une petite masse attachée en un point aux parois de l'embryon vésiculaire (fig. 129, *hy*). Dans l'espace intermédiaire aux parois de l'archentéron et à celles de l'embryon apparaissent des cellules mésoblastiques étoilées dérivées principalement de l'épiblaste bien que probablement aussi en partie de la vésicule hypoblastique (fig. 129 C, *p*). La cavité intermédiaire à l'épiblaste et à l'hypoblaste qui contient ces cellules est la cavité générale. La figure 129 représente trois vues de l'embryon à ce stade : A, est une vue de face montrant l'épiblaste ; B, est une coupe optique dans le plan médian montrant l'hypoblaste et quelques-unes des cellules mésoblastiques ; C, est une coupe optique montrant les cellules mésoblastiques. Il se développe ensuite d'un côté de l'embryon une proéminence qui forme le commencement du pied, et le sac archentérique devient bilobé à son extrémité libre, mais reste attaché à l'épiblaste par un pédicule imperforé. L'organe qui apparaît le premier ensuite est le stomodæum. Il se forme comme une invagination épiblastique ciliée qui rejoint l'extrémité libre du sac archentérique, s'y soude et peu après s'ouvre dans sa cavité (fig. 128, *ph*). Entre la bouche et le point d'attache du pédicule entérique est situé le pied (*f*) qui devient cilié. Du côté dorsal du pédicule entérique se montre un groupe en forme de selle, de cellules épiblastiques limitant les bords d'une gouttière (*shs*), c'est le rudiment de la glande coquillière.

serait dorsal, mais il est évident qu'il a pris la glande coquillière pour le blastopore. Une protubérance transitoire représentant le pied se montre à la face ventrale.

Les premiers stades de la segmentation de l'*O. edulis* (*) n'ont pas été suivis, il se forme une gastrula embolique comme dans l'espèce précédente, il n'y a pas de cavité de segmentation. Le blastopore persiste pour former la bouche permanente. Au pôle opposé au blastopore se développe la glande coquillière dont l'orifice est linéaire et transversal par rapport à l'embryon. Derrière la bouche primitive apparaissent une paire de cellules initiales du mésoblaste dont l'origine n'a pas été observée. A un stade plus avancé l'archentéron se différencie en estomac et intestin et l'épiblaste s'écarte de l'hypoblaste formant une cavité générale dans laquelle on voit des cellules mésoblastiques éparses. La glande coquillière se retourne et sécrète à sa surface une plaque chitineuse premier indice de la coquille d'abord simple et impaire. Le voile apparaît dans la région prostomiale sous la forme d'une double couronne de cils au milieu de laquelle un épaississement de l'épiblaste forme les ganglions sus œsophagiens ; un épaississement épiblastique ventral dans la région occupée auparavant par le pied est probablement l'origine du ganglion pédieux. L'estomac se divise par un étranglement en deux régions, supérieure et inférieure, entre lesquelles prend naissance l'intestin ; la division supérieure présente de part et d'autre de grandes poches rudiments, du foie (*Trad.*).

(*) R. Horst. Note sur le développement de l'Huitre (*Ostrea edulis*) (*Zoologischer Anzeiger*, V, 1882).

Le pédicule entérique, ou l'intestin comme on peut maintenant l'appeler, acquiert bientôt une lumière, mais reste encore imperforé à son extrémité

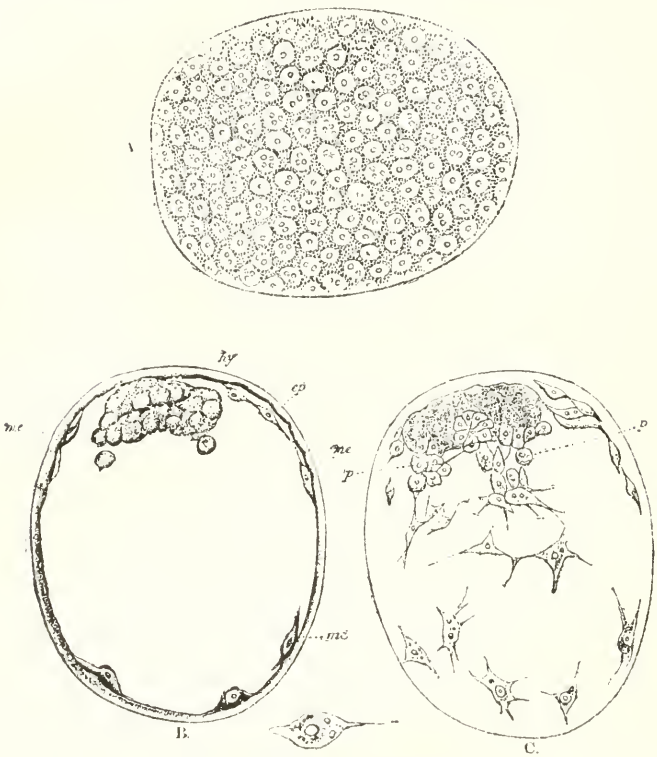


Fig. 129. — Trois vues d'un embryon de *Pisidium* immédiatement après l'occlusion du blastopore (d'après Lankester) (*).

où l'anus doit se former. Au-dessous de l'intestin est placée une masse de cellules, rudiment de l'organe de Bojanus. Elle est décrite comme due à une involution de l'épiblaste.

A un stade un peu plus avancé la glande coquillière s'accroît rapidement et s'étale ; sur ses deux côtés apparaissent les rudiments des deux valves qui sont d'abord entièrement distinctes et séparées par un intervalle considérable (fig. 130). Avant l'apparition des deux valves de la coquille, les lobes du manteau se sont déjà formés sur les côtés du corps.

Un peu plus tard les branchies apparaissent comme une série linéaire de petits bourgeons indépendants en dedans des lobes du manteau et en arrière du pied (fig. 130 *br*). Le muscle adducteur antérieur se différencie également à ce stade.

La cavité digestive a subi pendant ce temps des changements considérables.

(*) A, vue de face. — B, coupe optique dans le plan médian. — C, coupe optique dans un plan un peu inférieur à la surface. — *ep*, épiblaste. — *me*, mésoblaste. — *hy*, hypoblaste. — *p*, cellules bourgeonnant en apparence de l'hypoblaste pour former les éléments du mésoblaste.

Les lobes latéraux primitifs se dilatent beaucoup et deviennent ciliés. Un peu plus tard, leurs parois subissent des modifications particulières dont la nature reste assez obscure, mais qui me paraissent être de la même nature que celles qui se produisent chez un grand nombre de Ptéropodes et de Gastéropodes où les cellules des diverticules hépatiques, auxquels les lobes du *Pisidium* semblent correspondre, se remplissent de substance albumineuse.

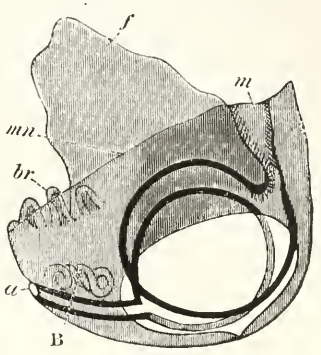


Fig. 130. — Vue diagrammatique d'une larve avancée de *Pisidium* (empruntée à Lankester) (*).

Les stades plus avancés du *Pisidium* n'ont pas été suivis.

Il est à remarquer que chez le *Pisidium* il n'y a pas de stade véligère. Cela est probablement dû à ce que le développement a lieu dans la poche incubatrice. Le développement tardif des otocystes est aussi remarquable. Il n'existait pas de glande du byssus jusqu'au stade observé. Chez le *Cyclas calyculata* (Schmidt), la glande du byssus semble aussi faire défaut.

Cyclas. — Le développement du *Cyclas*, tel qu'il est décrit par Von Jhering, diffère beaucoup de celui du *Pisidium*, et les différences semblent trop grandes pour être expliquées autrement que par des erreurs d'observation.

La segmentation du *Cyclas* est semblable à celle de l'Anodonte (voy. p. 89) et une masse de grosses cellules enveloppées par les petites cellules donne naissance à l'hypoblaste. A l'intérieur de cette masse il apparaît une lumière et la masse entière émet un processus qui se porte vers l'épiblaste, s'y soude et donne naissance à l'œsophage et à la bouche, mode de développement de ces parties qui n'a pas d'analogue parmi les Mollusques. Un voile très rudimentaire semblerait, d'après Leydig (n° 290), se développer à l'extrémité céphalique. Il se forme une glande coquillière présentant les mêmes caractères que chez les Gastéropodes. D'après Leydig, la coquille apparaît à la surface dorsale comme un organe simple en forme de selle ; les parties latérales se calcifient et donnent naissance aux deux valves, mais sont réunies au milieu par la portion médiane membraneuse. Des deux côtés du corps, les lobes du manteau se forment comme chez le *Pisidium*.

Très peu de temps après la formation de la coquille, la glande du byssus se développe sous la forme d'une paire de petits follicules sur la partie postérieure du pied. Elle augmente rapidement de largeur et constitue une paire de glandes pyriformes dans lesquelles sont sécrétés les fils du byssus qui servent à attacher tous les embryons en un même point des parois de la poche incubatrice.

Le pied est large et cilié en avant. Dans son intérieur se développent de bonne heure des sacs otolithiques et des ganglions pédieux.

Unio. — L'œuf de l'Anodonte et de l'*Unio* est enveloppé d'une membrane vitelline délicate dont la surface se soulève en un tube saillant en forme de

(*) *m*, bouche. — *a*, anus. — B, organe de Bojanus. — *mn*, manteau — *f*, pied.

trompette perforé à son extrémité (fig. 12), constituant le micropyle. Le micropyle disparaît chez l'*Anodonta piscinalis* lorsque l'œuf est mûr, mais persiste chez l'*Unio* pendant tout le développement. Les œufs sont portés d'une manière qui n'est pas connue avec certitude dans l'espace intermédiaire aux deux feuillets des branchies externes de la mère et subissent là leur premier développement. Le pôle animal ou supérieur de l'œuf est situé au pôle opposé au micropyle.

La segmentation est inégale (p. 89) et aboutit à la formation d'une blastosphère creusée d'une vaste cavité de segmentation. La plus grande partie de la circonférence de l'œuf est formée de petites sphères uniformes, mais le pôle inférieur (par rapport à la segmentation) est occupé par une seule grosse cellule. Les petites sphères deviennent l'épiblaste et la grosse sphère donne naissance à l'hypoblaste et au mésoblaste (1).

La grosse cellule unique se divise ensuite en deux, puis en quatre, et enfin en environ dix à quinze cellules. Ces cellules forment une aire spéciale d'éléments plus granuleux que les autres cellules de la blastosphère. Presque toutes sont à peu près de même dimension, mais deux d'entre elles (selon Rabl) en contact l'une avec l'autre, mais situées sur les futurs côtés droit et gauche de l'embryon, sont beaucoup plus grosses que les autres. Ces deux cellules passent bientôt dans la cavité de la blastosphère, tandis qu'en même temps l'aire des cellules granuleuses s'aplatit, puis s'invagine en un petit sac à orifice allongé transversalement qui ne remplit pas à beaucoup près la moitié de la blastosphère. Ce sac invaginé est l'archentéron.

Les deux grosses cellules qui sont situées en contact immédiat avec ce que j'appellerai après Rabl la lèvre antérieure du blastopore, produisent ensuite par bourgeonnement des petites cellules qui forment d'abord une couche revêtant les parois de l'archentéron, mais plus tard se développent en un réseau remplissant toute la cavité de la blastosphère primitive. L'espace situé entre ces cellules est la cavité générale primitive. Pendant longtemps les deux cellules mésoblastiques primitives conservent leur dimension prépondérante (2). A l'extrémité postérieure du corps, à l'extrémité opposée par conséquent aux deux cellules mésoblastiques, sont situées trois cellules épiblastiques particulièrement grosses.

Chez l'Anodonte et l'*Unio tumidus*, il apparaît à cette période un paquet de longs cils à l'extrémité antérieure du corps. Ces cils déterminent la rotation de l'embryon et semblent être le voile. Chez l'*Unio pictorum* ils n'apparaissent que beaucoup plus tard.

Immédiatement après ce stade les changements s'effectuent dans l'embryon avec une grande rapidité. D'abord une masse spéciale de cellules mésoblastiques apparaît à l'extrémité postérieure du sac archentérique et s'allongeant transversalement donne naissance au muscle adducteur unique. Lorsque la coquille se ferme plus tard, le muscle s'insère sur ses deux valves. Le blastopore se ferme ensuite, et la petite cavité archentérique s'étend en avant jusqu'à rencontrer l'épiblaste et se détache en même temps

(1) L'exposé du reste du développement jusqu'à l'éclosion est emprunté à Rabl (n° 292).

(2) Dans cet exposé je suis la nomenclature de Rabl. Suivant sa description la partie ventrale du corps est le pôle animal originel; la partie dorsale, le pôle inférieur; l'extrémité antérieure, le côté mésoblastique de l'orifice d'invagination.

de l'épiblaste dans la région où était situé le blastopore. Au point où elle arrive en contact en avant avec la paroi du corps, il se produit une petite invagination épiblastique qui s'ouvre dans le sac archentérique et forme la bouche permanente.

Pendant que ces transformations s'effectuaient, la coquille s'est formée à la surface dorsale comme une plaque continue en forme de selle ; les deux valves se différencient plus tard dans cette plaque. A la face dorsale elles se rencontrent suivant une charnière en ligne droite. Chaque valve est d'abord arrondie, mais plus tard prend la forme d'un triangle dont la ligne de la charnière est la base. Les valves ne sont pas tout à fait équilatérales, mais le côté antérieur est moins convexe que le postérieur. A une période plus avancée, un organe en forme de bec se développe au sommet de chaque valve, de la même manière que le reste de la coquille. Cet organe est situé à peu près à angles droits avec la portion principale de la valve. Il est pointu à son extrémité et porte du côté externe de nombreuses épines qui sont particulièrement grandes sur la ligne médiane (fig. 131 A). Il sert à fixer la larve lorsqu'elle est éclose sur les Poissons sur lesquels elle est pendant quelque temps parasite. La coquille est perforée de nombreux pores.

Après que la coquille est formée, il apparaît un nouvel organe appelé la glande du byssus. Elle se développe par une invagination de l'épiblaste à l'extrémité postérieure du corps : Rabl n'a pas pu déterminer si elle était formée ou non par les trois grosses cellules épiblastiques qui existent en cet endroit. Elle constitue plus tard une glande allongée formant trois circonvolutions ou à peu près autour du muscle adducteur du côté gauche du corps, mais s'ouvrant sur la ligne médiane ventrale. Elle sécrète un cordon allongé par lequel la larve se suspend après l'éclosion.

Pendant quelque temps, la partie ventrale du corps fait saillie en arrière du bord des valves, mais avant que celles-ci ne soient complètement formées, il se produit une invagination médiane de la paroi du corps qui oblitère en grande partie la cavité générale et donne naissance à deux grands lobes latéraux, un pour chaque valve ; ce sont les lobes du manteau.

Avant que les lobes du manteau ne soient entièrement formés, des organes sensoriels spéciaux, d'ordinaire au nombre de quatre, font leur apparition sur chaque lobe. Chacun d'eux consiste en une cellule columnaire portant à son extrémité libre une cuticule qui porte elle-même de nombreuses soies fines. La cellule et les parties adjacentes sont recouvertes par une membrane délicate perforée pour le passage des soies. Le plus gros et le premier formé de ces organes est situé près de la partie antérieure et dorsale du manteau. Les trois autres sont voisins du bord libre du manteau (fig. 131 A). Ces organes ont probablement pour rôle de permettre à la larve de reconnaître le passage d'un Poisson dans son voisinage et par conséquent de l'aider à s'y fixer. Lorsque l'embryon est presque mûr il apparaît immédiatement au-dessous et en arrière du voile de chaque côté de la ligne médiane une fossette peu profonde, et les deux fossettes semblent être réunies par un pont transversal médian. Ces organes ont fort embarrassé les différents observateurs et leur signification n'est pas encore bien nette. D'après Rabl, l'organe médian est l'archentéron un peu bilobé et, dans son opinion, n'est pas réellement en rapport avec les fossettes situées latéralement. Les

cils du voile recouvrent ces derniers organes et les font paraître comme si leurs bords étaient ciliés, Rabl les regarde comme les rudiments du système nerveux.

Avec le développement de la coquille, du manteau et des organes des sens, la jeune Moule atteint tout son développement larvaire et est alors désignée sous le nom de *Glochidium* (fig. 13, A).

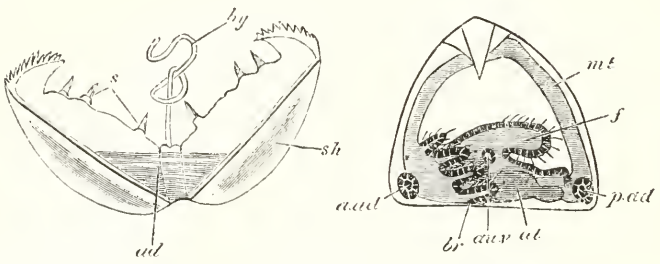


Fig. 131 (*).

Si le parent avec des Glochidiums dans ses branchies est mis dans un bassin avec des Poissons, il rejette bientôt (comme je l'ai observé dans de nombreuses expériences) les larves de ses branchies, et aussitôt les larves se délivrent des membranes de l'œuf, se fixent par le cordon du byssus et suspendus dans cette position ouvrent et ferment continuellement leurs coquilles par les contractions du muscle adducteur. S'il n'y a pas de Poissons dans le bassin où sont placées les Moules, les larves peuvent rester longtemps dans les branchies.

Avant de passer à l'exposé de ce que l'on sait sur la métamorphose larvaire, il peut être bon d'appeler l'attention sur certaines difficultés, considérables à mon avis, qui empêchent d'accepter dans toutes ses particularités la description que Rabl donne du developpement.

Chez tous les Mollusques Gastéropodes, le pôle inférieur ou végétatif de l'œuf est ventral et non dorsal comme Rabl le décrit chez l'*Unio*. Le blastopore chez les autres Mollusques coïncide toujours ou avec la bouche, ou avec l'anus, ou s'étend entre les deux. La face sur laquelle se forme le pied est la face ventrale. Du côté dorsal sont situés : 1° le voile près de la bouche ; 2° la glande coquillière près de l'anus. Chez l'Anodonte, le voile est placé immédiatement au-dessus de la bouche, puis, d'après Rabl, vient le blastopore, et dans la région du blastopore se forme la coquille. Le blastopore occupe par conséquent une position dorsale. En réalité il occupe la position ordinaire de la glande coquillière, et ressemble beaucoup à cet organe (qui n'existe pas autrement chez l'Anodonte et l'*Unio*). Sans considérer nécessairement les interprétations de Rabl comme fausses, je pense que ces difficultés auraient dû au moins être discutées dans son mémoire. Cela est d'autant plus vrai qu'il n'est pas douteux que Rabl a dans son mémoire sur

(*) A, Glochidium immédiatement après l'éclosion. — *ad*, muscle adducteur. — *sh*, coquille. — *by*, byssus. — *s*, organes sensoriels. — B, Glochidium fixé sur le Poisson depuis quelques semaines. — *br*, branchies. — *anv*, otocyste. — *f*, pied. — *a. ad*, *p. ad*, muscles adducteurs antérieur et postérieur. — *al*, mésentéron. — *mt*, manteau.

la Lymnée fait une confusion entre la bouche et la glande coquillière.

Des recherches sur la métamorphose post-embryonnaire du Glochidium ont été faites par Braun (n° 287), et il y a plusieurs années j'ai fait sur ce sujet une série d'observations dont les résultats s'accordent sur la plupart des points avec ceux de Braun. Je n'ai pas réussi cependant à conduire mes observations jusqu'au moment où la jeune Moule quitte son hôte.

Les Glochidiums libres s'attachent bientôt aux branchies, aux nageoires ou à d'autres parties des Poissons qui sont placés dans le bassin qui les contient; après leur fixation, elles sont recouvertes par une végétation des cellules épidermiques de leur hôte et subissent leur métamorphose.

Le premier changement qui a lieu est la disparition du byssus et de l'organe du byssus. Ce phénomène se produit de très bonne heure. Peu après il ne reste plus de trace du voile et des organes sensoriels.

Au moment de la disparition de ces corps, au niveau de la saillie d'où partait le cordon du byssus, et très probablement de cette saillie même, le pied se développe comme une protubérance arrondie qui s'accroît rapidement et devient bientôt ciliée (fig. 131 B, *f*).

Le muscle adducteur unique commence de très bonne heure à s'atrophier, mais avant sa disparition complète il se forme aux deux extrémités du corps des rudiments qui, à une période plus avancée, peuvent se reconnaître comme les muscles adducteurs antérieur et postérieur (fig. 131 B, *a. ad.* et *p. ad.*)

Après la formation de ces parties, les branchies se développent comme des papilles solides et dès l'abord un peu bosselées, couvertes d'un épiderme cilié, de chaque côté, mais un peu en avant (!) du pied (fig. 131 B, *br.*). Dans le pied apparaissent bientôt les otocystes (*au. v.*) et le pied lui-même devient un organe allongé linguiforme, cilié, se projetant en arrière (1).

Les lobes du manteau subissent des transformations considérables. Braun va même jusqu'à dire qu'ils sont presque entièrement formés *de novo*. La coquille permanente se forme (Braun) à la surface dorsale de la larve encore parasite sous forme de deux petites plaques indépendantes. Je n'ai pas suivi les transformations du tube digestif, etc., mais à un stade précoce on voit au-dessus du pied un sac entérique simple.

Au moment où la larve quitte son hôte, tous les organes de l'adulte excepté les organes génitaux sont formés.

Le développement post-embryonnaire des organes du Glochidium est semblable d'une manière générale à celui des autres Lamellibranches. Ce fait est de quelque importance, étant données les particularités des premiers stades du développement.

L'organe du byssus, les processus dentés de la coquille et les organes des

(1) La situation du pied et des branchies représentées dans la fig. 131 B serait plus normale si le côté convexe et non le côté aplati de la coquille était antérieur. J'ai suivi Rabl et Flemming dans la détermination des extrémités antérieure et postérieure de l'embryon, mais je n'ai pu faire vivre mes larves jusqu'à un stade où la présence du cœur ou de quelque autre organe confirmerait d'une manière certaine leur interprétation. J'avais primitivement adopté moi-même l'opinion contraire et, dans le cas où ils se seraient trompés, l'organe appelé voile serait un paquet circumanal de cils. La position des cellules mésoblastiques primitives aussi bien que celle du byssus s'accorderait mieux avec mon opinion qu'avec celle adoptée dans le texte sur l'autorité des deux observateurs que je viens de nommer.

sens du Glochidium ne peuvent guère être des rudiments ancestraux, mais doivent être des organes spécialement développés pour le mode particulier de vie du Glochidium. Que le muscle unique doive être ou non rangé parmi ces organes provisoires est peut-être un point plus douteux, mais je suis porté à croire qu'il doit en être ainsi.

Si cependant le muscle unique est un organe ancestral, il est important d'observer qu'il disparaît entièrement quand le développement avance et que les deux muscles adducteurs de l'adulte se développent indépendamment de lui.

Remarques générales sur les caractères des larves des Mollusques.

La larve typique d'un Mollusque, comme l'a plus particulièrement fait remarquer Lankester, est essentiellement semblable à la larve d'un grand nombre de types d'Invertébrés et spécialement des Chétopodes, tout en possédant en outre certains organes spéciaux caractéristiques des Mollusques.

Elle possède un tube digestif recourbé avec une bouche ventrale et un anus terminal ou ventral. Le tube digestif se divise en trois régions : œsophage, estomac et intestin. Il existe un lobe pré-oral diversement développé portant une couronne de cils, le voile et un lobe péri-anal possédant souvent un paquet de cils (Paludine, etc.). Par tous ces caractères elle est essentiellement semblable à une larve de Chétopode. Les deux organes caractéristiques des Mollusques sont un pied situé entre la bouche et l'anus et une invagination de l'épiblaste du côté dorsal à l'extrémité postérieure du corps qui est en rapport avec la formation de la coquille.

Les larves de la plupart des Gastéropodes, Ptéropodes et Lamellibranches ne présentent pas de particularités dignes d'une remarque spéciale, mais les larves des Gymnosomes parmi les Ptéropodes, celles des Scaphopodes, des Polyplacophores et des Céphalopodes présentent des particularités intéressantes.

Les larves des Gymnosomes se distinguent par la présence de trois couronnes ciliées transversales *situées en arrière du voile* (fig. 117). Ces couronnes pourraient être regardées comme les indications d'une segmentation rudimentaire ; mais, comme on l'a déjà vu, cette opinion n'est pas satisfaisante. Il y a toutes sortes de raisons pour penser que ces couronnes ciliées ont été acquises par ces larves d'une manière secondaire.

A première vue, on pourrait croire que les larves des Gymnosomes ressemblent à celles des Scaphopodes qui possèdent aussi des bourrelets ciliés transversaux ; mais, comme il a été démontré plus haut, les couronnes ciliées des Scaphopodes ne sont que des parties de la couronne du voile étendue.

Ainsi les couronnes ciliées des deux larves, si semblables en apparence, sont en réalité des organes de valeur entièrement différente puisque ce sont dans un cas des parties du voile, et dans l'autre des cils spécialement développés en arrière du voile.

La particularité importante de la jeune larve des Scaphopodes est le développement énorme du lobe préoral qui permet le développement des couronnes ciliées. Par la présence d'une touffe centrale de cils à l'extrémité antérieure, la larve des Scaphopodes ressemble à celle des Lamellibranches, etc.

La larve des Polyplacophores ressemble à celle des Lamellibranches par son flagellum antérieur et à celle des Scaphopodes par le grand développement du lobe préoral, mais n'a pas d'analogue parmi les Mollusques pour la segmentation transversale de l'aire palléale.

L'embryon des Céphalopodes ressemble beaucoup à celui des Odontophores normaux par la formation du manteau et de la glande coquillière, mais est tout à fait exceptionnel par la présence presque invariable d'un sac vitellin externe plus ou moins développé, par l'absence d'un voile, par l'absence d'un pied médian et par la présence des bras.

La présence du sac vitellin sera traitée plus utilement à propos du pied et nous pouvons par conséquent aborder la question du voile.

Le voile est un des organes embryonnaires les plus caractéristiques des Mollusques et son absence chez les Céphalopodes est certainement très frappante. Quelques observateurs considèrent les bras comme représentant le voile, mais comme ils sont primitivement placés du côté postérieur et ventral de la bouche, tandis que le voile est essentiellement un organe dorsal par rapport à la bouche, cette opinion ne peut pas, à mon avis, être soutenue d'une manière plausible.

Diverses vues ont été émises sur le pied des Céphalopodes. L'opinion d'Huxley, qui est la plus généralement adoptée, est exprimée dans la citation suivante (1) :

« Mais ce qui distingue particulièrement les Céphalopodes est la forme et la disposition du pied. Les bords de cet organe s'étendent en réalité en huit prolongements tentaculiformes (bras) ou davantage et ses portions antéro-latérales après s'être avancées autour de la bouche se réunissent en avant d'elle de telle sorte que celle-ci arrive à se trouver, en apparence, située au centre du disque pédieux. De plus deux lobes musculaires correspondant aux épipodes des Ptéropodes et des Branchiogastéropodes, développés des côtés du pied, se réunissent postérieurement et en se repliant en haut donnent naissance à un organe plus ou moins complètement tubulaire, l'entonnoir ou *infundibulum*. »

(1) Huxley. *The anatomy of Invertebrated Animals*, p. 519, trad. franç., p. 217.

Grenacher, d'après ses observations sur le développement des Céphalopodes, s'élève fortement contre cette vue et soutient que dans ce groupe il n'existe aucun organe médian comparable au pied et que les bras ne peuvent pas être regardés comme tenant la place du pied, mais sont plus probablement des représentants du voile.

La difficulté que l'on rencontre à déterminer les homologies de ces parties est due surtout à la présence du sac vitellin qui, chez les Céphalopodes comme chez les Vertébrés, détermine des modifications considérables dans le cours du développement. Le pied est essentiellement une protubérance de la surface ventrale située entre la bouche et l'anus. Chez les Gastéropodes, il n'est pas d'ordinaire rempli de vitellus, mais contient une cavité traversée par des cellules mésoblastiques contractiles. Dans ce groupe, le blastopore est un orifice en forme de fente (voy. p. 209) s'étendant sur la région du pied de la bouche à l'anus, le point où il achève de se fermer étant d'ordinaire l'extrémité orale, mais quelquefois l'extrémité anale. Chez les Céphalopodes, la place du pied du Gastéropode est occupée par le sac vitellin externe. Dans les formes normales le blastopore se ferme au sommet du sac vitellin, et les bras se développent des deux côtés de ce sac. Ces considérations semblent conduire à la conclusion que le pied normal des Gastéropodes est représenté chez l'embryon des Céphalopodes par le sac vitellin qui, à cause de l'abondance du vitellus nutritif dans l'œuf, s'est rempli de vitellus nutritif et énormément dilaté. La fermeture du blastopore au sommet du sac vitellin et non sur ses côtés oral ou anal pouvait être prévue naturellement d'après la grande extension de cette partie.

Le type de larve de Grenacher où le sac vitellin externe peut être considéré comme absent me semble confirmer cette vue. Si le lecteur se reporte à la figure 121, il reconnaîtra entre la bouche et l'anus une protubérance qui ressemble exactement au pied ordinaire des Gastéropodes. Sur les côtés de cette protubérance sont situés les rudiments des bras. Cette protubérance est remplie de vitellus et représente le rudiment du sac vitellin externe de l'embryon typique des Céphalopodes. Le blastopore, à cause de la moindre proportion du vitellus nutritif, se rapproche davantage de sa position normale du côté oral de cette proéminence.

Si ces considérations ont la valeur que je leur attribue, la partie impaire du pied des Céphalopodes a été méconnue dans l'embryon à cause de l'accroissement énorme qu'elle a pris en se remplissant de vitellus nutritif, et aussi à cause du fait que chez l'adulte la partie médiane du pied n'est pas représentée. Les bras sont évidemment, comme l'établit Huxley, des prolongements du bord du pied.

Grenacher et Huxley sont d'accord pour considérer l'entonnoir comme représentant les épipodes coalescents; mais Grenacher fait

remarquer que les replis antérieurs qui prennent part à la formation de l'entonnoir (voy. p. 235) représentent les grands épipodes latéraux du pied des Ptéropodes, et les replis postérieurs, la partie dite en fer-à-cheval du pied des Ptéropodes.

Développement des organes.

L'épiblaste. — Dans la structure générale de l'épiblaste, il n'y a rien qui soit très particulièrement digne de remarque. Ce feuillet donne naissance à tout l'épiderme et à l'épithélium des organes des sens. Le fait le plus remarquable qui le concerne est négatif, c'est qu'il ne produit pas, au moins dans tous les cas, le système nerveux.

L'épiblaste du manteau possède la propriété spéciale de sécréter une coquille, et le tégument du pied a également une faculté plus ou moins semblable en ce qu'il forme l'opercule, et chez certains Lamellibranches le byssus ; d'autres parties du tégument forment la radula, des soies chez le Chiton et d'autres productions analogues.

Système nerveux. — L'origine du système nerveux chez les Mollusques est encore entourée de quelque obscurité. C'est l'opinion générale de la majorité des observateurs que les ganglions nerveux des Gastéropodes et des Ptéropodes sont formés par des épaississements de l'épiblaste détachés. Lankester (n° 239) et Fol (n°s 249-251) sont l'un et l'autre arrivés à cette conclusion, et Rabl a montré par des coupes que, chez le Planorbe, il y a dans le champ du voile deux épaississements latéraux de l'épiblaste dont les ganglions sus-œsophagiens se détachent plus tard. Les observations sur les ganglions pédieux sont moins précises ; ils sont très probablement dus à des épaississements de l'épiblaste sur les côtés du pied.

D'après Fol, le système nerveux des Hyaléacés parmi les Ptéropodes se forme d'une manière un peu différente. Au centre du voile apparaît une aire discoïde qui bientôt est presque complètement divisée en deux moitiés. Chacune de celles-ci forme, par invagination, un petit sac. Les axes d'invagination des deux sacs se rencontrent en formant un angle à la surface. Les cavités des sacs s'oblitèrent, les sacs eux-mêmes se détachent de la surface, se soudent sur la ligne médiane et se placent à cheval sur l'œsophage. Fol a observé un processus semblable chez la Limace. L'origine exacte des ganglions pédieux n'a pas été observée, mais Fol est porté à croire qu'ils proviennent du mésoblaste du pied (1).

Une opinion très différente est soutenue par Bobretzky (n° 242) dont les observations ont été faites par la méthode des coupes. Les ganglions sus-œsophagiens et pédieux se forment d'après cet auteur comme des épaississe-

(1) Les ganglions pédieux sont formés par le mésoblaste chez les Gastéropodes pulmonés. (Fol. Développement des Gastéropodes pulmonés *Archiv. de Zool. exp.*, VIII, 1880.) (*Trad.*)

ments locaux indépendants et mal définis de cellules qui sont en apparence mésoblastiques. Les deux groupes de ganglions apparaissent presque simultanément et plus tard que les rudiments des organes auditifs et optiques.

Chez les Céphalopodes il ne semble guère rester de doute que, comme l'a le premier montré Lankester, les divers ganglions se forment dans des tissus en apparence mésoblastiques.

Il y a encore beaucoup de points à éclaircir relativement à leur origine, à moins que des détails à ce sujet ne soient donnés dans le mémoire russe de Bobretzky. Il semble cependant que chaque ganglion se développe comme une différenciation indépendante du mésoblaste (à moins que les ganglions optiques et cérébraux ne soient dès l'abord continus) (1). Les ganglions correspondants des deux côtés se réunissent plus tard, et les divers ganglions se mettent en relation par leurs cordons commissuraux propres. On voit les ganglions dans les figures 134, 136 et 137.

Chez les Lamellibranches, le développement du système nerveux n'a pas été observé.

Les deux points qui sont les plus frappants dans le développement du système nerveux des Mollusques sont : 1° le fait que chez les Céphalopodes au moins, il dérive de tissus en apparence mésoblastiques, et 2° le fait que les divers ganglions se forment souvent d'une manière indépendante et ne se relient que plus tard entre eux.

Quant au premier de ces points, il est à remarquer que les ganglions sus-œsophagiens et pédieux sont dès l'abord rattachés respectivement aux organes optiques et auditifs, et que ces organes sensoriels sont, dans quelques cas au moins, développés avant les ganglions. Il ne semble peut-être pas impossible que primitivement les ganglions puissent avoir été simplement des différenciations de la paroi de l'organe sensoriel, et leur dérivation apparente du mésoblaste est peut-être, en réalité, une dérivation de cellules qui primitivement appartenaient à la paroi de ces organes sensoriels. Les observations de Bobretzky sur le *Fusus* s'accordent bien avec cette hypothèse.

Chez les Hyaléacés et les autres Ptéropodes où il n'existe pas d'yeux à l'état adulte, Fol trouve que les ganglions sus-œsophagiens résultent d'une paire d'invaginations épiblastiques. Ces invaginations ne peuvent-elles pas être en réalité des rudiments des yeux aussi bien que des ganglions ? Fol décrit également, il est vrai, un mode d'origine semblable pour ces ganglions chez la Limace. Il serait intéressant de posséder de nouvelles observations sur ce sujet. L'origine indépendante des ganglions pédieux et sus-œsophagiens a un parallèle chez les Chétopodes.

Les ganglions sus-œsophagiens semblent se développer toujours dans la région du champ du voile. Ce champ correspond au lobe préoral des larves des Chétopodes, au sommet duquel se développe le ganglion sus-œsophagien.

(1) D'après Ussow ils sont indépendants.

L'embryologie confirme ainsi les résultats de l'Anatomie comparée sous le rapport de l'homologie de ces ganglions dans les deux groupes.

Organes visuels. — Les yeux existent chez la plupart des Gastéropodes et chez un grand nombre de Ptéropodes à l'état larvaire. Bien que leur développement n'ait pas été complètement suivi, il a cependant été clairement montré par Bobretzky et d'autres observateurs qu'ils apparaissent comme des involutions de l'épiderme formant d'a-

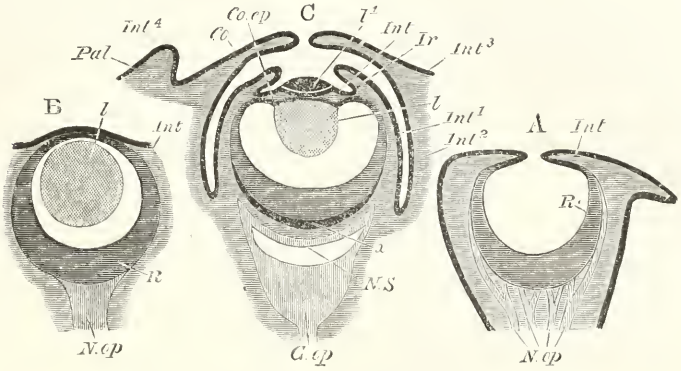


Fig. 132. — Trois coupes diagrammatiques d'yeux de Mollusques (d'après Grenacher) (*).

bord une fossette, puis une vésicule close. La paroi postérieure de la vésicule donne naissance à la rétine, la paroi antérieure à l'épithélium interne de la cornée. L'épiderme externe se continue sans interruption au-dessus de la surface externe de la vésicule.

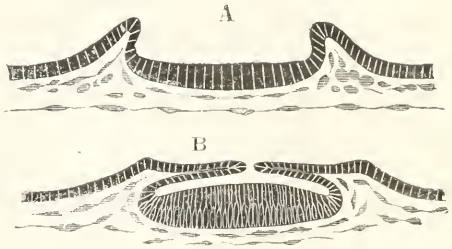


Fig. 133. — Deux coupes de l'œil d'un Céphalopode en voie de développement pour montrer la formation de la fossette optique (d'après Lankester).

Le cristallin se forme dans l'intérieur de la vésicule probablement comme un dépôt cuticulaire qui s'accroît par addition de couches concentriques. Le pigment se dépose entre les cellules de la rétine. La figure 132 B est une représentation diagrammatique de l'œil adulte d'un Gastéropode (1).

(1) Pour plus de détails sur ce sujet, le lecteur est renvoyé au chapitre sur le développement de l'œil.

(*) A, Nautile. — B, Gastéropode (*Limax* ou *Helix*). — C, Céphalopode dibranchial. — *Pal*, paupière. — *Co*, cornée. — *Co,ep*, épithélium du corps ciliaire. — *Ir*, Iris. — *Int*, *Int'*... *Int⁴*. — Différentes parties du tégument. — *l*, cristallin. — *l'*, segment externe du cristallin. — *R*, rétine. — *Nop*, nerf optique. — *G.op*, ganglion optique. — *x*, couche interne de la rétine. — *NS*, couche nerveuse de la rétine.

L'œil des Céphalopodes apparaît, comme l'a montré le premier Lankester, comme une dépression de l'épiblaste autour de laquelle s'élève un repli (fig. 133 A) qui graduellement s'étend au-dessus de l'orifice de la dépression de façon à interrompre sa communication avec l'extérieur (fig. 133 B).

L'épiblaste qui tapisse la région postérieure de la vésicule donne naissance à la rétine, celui de la région antérieure au corps et aux procès ciliaires. Il est important de noter que l'état de l'œil immédiatement avant la fermeture de la fossette est exactement celui qui est permanent chez le Nautile (fig. 132 A). Après l'occlusion de la fossette une couche mésoblastique pénètre entre ses parois et l'épiblaste externe.

Le cristallin se forme en deux segments indépendants. L'interne et le plus grand de ces segments apparaît comme un processus en forme de bâtonnet (fig. 134) se projetant de la paroi antérieure de la vésicule optique dans la cavité de cette vésicule. C'est une formation cuticulaire et par conséquent non cellulaire. Par le dépôt d'une série de couches concentriques, il prend bientôt une forme sphérique (fig. 135, *hl*). La

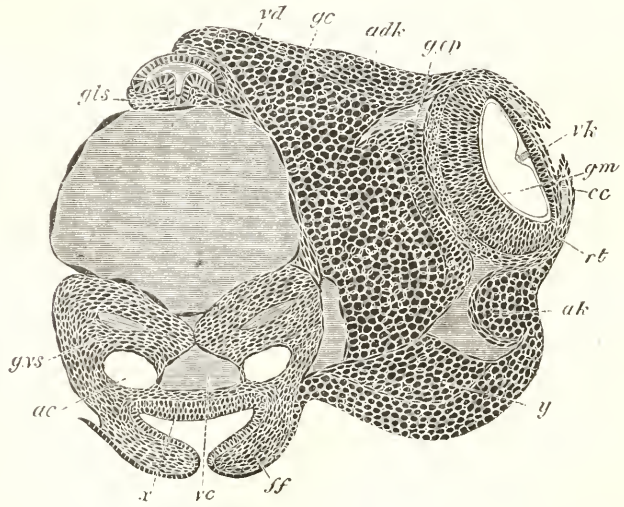


Fig. 134. — Coupe transversale de la tête d'un embryon avancé de Calmar (d'après Bobretzky) (*).

condition de l'œil à l'état de vésicule close avec un cristallin saillant dans sa cavité est celle qui persiste chez le plus grand nombre des Gastéropodes (fig. 132 B). Vers le moment où le cristallin commence à se

(*) *vd*, œsophage. — *gls*, glandes salivaires. — *g.vs*, ganglion viscéral. — *gc*, ganglion cérébral. — *g.op*, ganglion optique. — *adk*, cartilage optique. — *ak* et *y*, cartilage latéral ou (?) corps blanc. — *rt*, rétine. — *gm*, membrane limitante. — *vk*, région ciliaire de l'œil. — *cc*, iris. — *ac*, sac auditif (l'épithélium qui le tapisse n'est pas représenté). — *vc*, veine-cave. — *ff*, repli de l'entonnoir.

former, un repli constitué par l'épiblaste et le mésoblaste apparaît autour du bord de la fossette optique (fig. 124, *cc*) et donne naissance à une formation appelée chez l'adulte l'iris. Peu après ce bourrelet devient plus saillant (fig. 135, *if*) et en même temps les couches de cellules de la région ciliaire en avant du segment interne du cristallin sont réduites à l'état de simples membranes (fig. 135 B), et à leur face antérieure le segment antérieur ou externe du cristallin se forme par un dépôt cuticulaire (fig. 135 B, *vl*). Plus tard encore un nouveau repli de l'épiblaste et du mésoblaste apparaît autour de l'œil et peu à peu constitue la chambre oculaire antérieure (fig. 132 C, *co*). Dans la plupart des formes, cette chambre communique avec l'extérieur par un petit orifice, mais dans quelques-unes elle est complètement close. Le repli lui-même forme la cornée en avant et la sclérotique sur les côtés. A une période postérieure, il peut apparaître un autre repli formant les paupières (fig. 132 C, *Pal*).

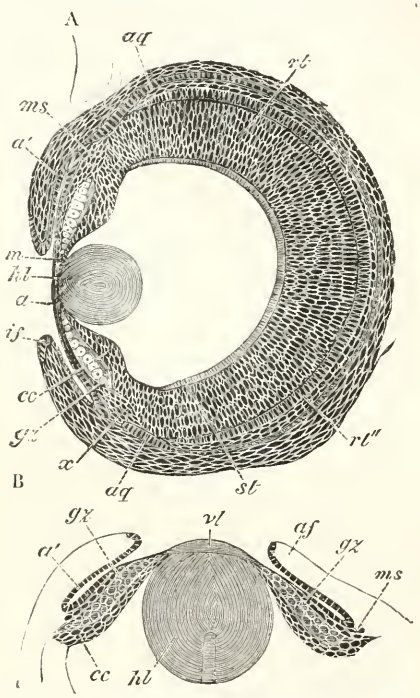


Fig. 135. — Coupes de l'œil du Calmar en voie de développement à deux stades différents (d'après Bobretzky) (*).

Organes auditifs. — Il existe chez les larves de la plupart des Gastéropodes et des Ptéropodes une paire d'otocystes qui d'ordinaire se développent de très bonne heure. Elles sont situées à la partie antérieure du pied, et à la formation des ganglions pédieux entrent en connexion avec eux, bien que chez l'adulte elles reçoivent leurs nerfs des ganglions sus-œsophagiens.

Dans un très grand nombre de cas parmi les Gastéropodes et les Ptéropodes on a vu les organes auditifs se former comme des invaginations de l'épiblaste qui deviennent des vésicules closes situées dans le pied (Paludine, *Nassa*, Hétéropodes, Limace, quelques Ptéropodes (*Clio*).

(*) *hl*, segment interne du cristallin. — *vl*, segment externe du cristallin. — *a* et *a'*, épithélium tapissant la chambre oculaire antérieure. — *gz*, grosses cellules épiblastiques du corps ciliaire. — *cc*, petites cellules épiblastiques du corps ciliaire. — *ms*, couche de mésoblaste intermédiaire aux deux larves épiblastiques du corps ciliaire. — *af* et *if*, replis de l'iris. — *rt*, rétine. — *rt''*, couche interne de la rétine. — *si*, bâtonnets. — *aq*, cartilage équatorial.

C'est là sans aucun doute le mode de formation primitif; mais dans d'autres cas qui peut-être demandent à être confirmés, les sacs sont décrits comme dérivés d'une différenciation d'épaississements solides de l'épiderme ou des tissus sous-jacents.

Les otocystes sont pourvus d'une otolithe qui, d'après les observations de Fol, se forme d'abord dans la paroi du sac.

Chez les Céphalopodes, les organes auditifs se forment comme des fossettes épiblastiques à la face postérieure de l'embryon; ils sont d'abord largement séparés (fig. 121, *ac*). Les orifices des fossettes se rétrécissent, et enfin les fossettes originelles forment de petits sacs tapissés par un épithélium et communiquant avec l'extérieur par des conduits étroits équivalents aux *recessus vestibuli* des Vertébrés et appelés, du nom de l'anatomiste qui les a découverts, conduits de Kölliker. Les orifices externes de ces conduits se ferment complètement à peu près au même moment que la glande coquillière et les conduits persistent comme des diverticules ciliés des fossettes auditives. Les sacs auditifs largement séparés se rapprochent graduellement sur la ligne médiane ventrale et sont immédiatement entourés par les ganglions viscéraux (fig. 134, *ac*). Ils finissent par arriver en contact sur le côté interne de l'entonnoir.

Du côté opposé au conduit de Kölliker, il se forme un bourrelet épithélial, la crête acoustique dont les cellules donnent naissance à une otolithe rattachée à la crête par une substance granuleuse. A une période du développement plus avancée, trois régions de l'épithélium de la crête se différencient d'une manière spéciale. Chacune de ces régions est pourvue de deux ou trois rangées de cellules portant sur leur bord libre de nombreuses soies auditives très courtes. Les cellules de chaque rangée sont placées presque à angles droits avec celles de la rangée voisine.

Système musculaire. — Le système musculaire dans tous les groupes de Mollusques dérive entièrement du mésoblaste.

La plus grande partie des muscles se forme dans le mésoblaste somatique. Chez presque toutes les larves des Gastéropodes et des Ptéropodes il existe un muscle fusiforme bien développé attachant l'embryon à la coquille. Ce muscle semble faire défaut chez les Céphalopodes.

Cavité générale et système vasculaire. — La cavité générale chez les Gastéropodes et les Ptéropodes se forme ou par un clivage défini du mésoblaste ou par l'apparition d'espaces intercellulaires. Elle se différencie en nombreux sinus qui communiquent librement avec le système vasculaire.

Les différents observateurs ont donné des descriptions très différentes du mode de développement du cœur chez les Gastéropodes et les Ptéropodes.

Il semblerait cependant, dans la plupart des cas, apparaître à l'extré-

mité postérieure de la cavité palléale comme une masse solide de cellules mésoblastiques qui plus tard se creuse et se divise en oreillette et ventricule. Ce mode de développement a été établi pour la *Nassa* d'une manière complète par les observations précises de Bobrebzky.

Chez les Ptéropodes, le cœur se forme (Fol) près de l'anus, mais un peu du côté dorsal par rapport à lui (fig. 116, *h*). Le péricarde se différencie du mésoblaste beaucoup plus tard que le cœur.

Bütschli donne une description toute différente de la formation du cœur chez la Paludine. D'après lui il apparaît du côté gauche du corps un immense sac contractile. Plus tard le volume de ce sac diminue et, en son milieu, le cœur apparaît probablement formé par un repli de sa paroi. Le sac originel semblerait donner naissance au péricarde.

A propos du système vasculaire, il faut faire mention de certains sinus contractiles qui se rencontrent fréquemment chez les larves de Gastéropodes et de Ptéropodes. L'un d'eux est situé à la base du pied et l'autre à la face dorsale dans la cavité du manteau, immédiatement au-dessous du voile (1). Le degré de différenciation de ces sinus varie considérablement ; dans quelques formes, ce sont des sacs véritables à parois définies ; dans d'autres cas seulement des lacunes traversées par des travées musculaires. On les trouve chez la plupart des Gastéropodes marins, des Hétéropodes et des Ptéropodes. Chez la Limace on trouve un grand sinus bien développé situé à la partie postérieure du pied ; il existe également un sinus dans le sac viscéral. La contraction rhythmique du sac vitellin des Céphalopodes semble être un phénomène de même nature que la contraction du sinus pédieux de la Limace.

Chez la *Calyptræa* (Salensky) il existe en dedans du voile une énorme dilatation céphalique provisoire qui ne semble pas être contractile. Des vésicules céphaliques semblables, quoique moins marquées, se rencontrent chez les *Fusus*, les *Buccinum* et la plupart des Gastéropodes marins.

Chez les Céphalopodes, le système vasculaire est formé par une série de lacunes indépendantes (?) qui apparaissent dans le mésoblaste et dont les cellules limitantes donnent naissance aux parois des vaisseaux. Les cœurs branchiaux se forment à peu près au moment de l'occlusion de la glande coquillière. Le cœur aortique (fig. 137, *c*) est formé par deux cavités indépendantes qui se fusionnent plus tard (Bobretzky).

La vraie cavité générale apparaît comme une lacune dans le mésoblaste après la formation des principaux troncs vasculaires.

(1) Rabl maintient qu'il n'existe pas de sinus dorsal contractile, mais que l'apparence de contraction qui fait croire à son existence est due aux contractions du pied.

Organes rénaux. — Chez les Gastéropodes et les Ptéropodes, il existe des organes rénaux provisoires qui peuvent être de deux sortes et un organe rénal permanent.

Organes rénaux provisoires. — Les organes rénaux provisoires consistent : ou en une paire de masses externes de cellules excrétrices, ou en un organe interne pourvu d'un canal auquel on ne connaît pas, dans tous les cas, d'une manière certaine, un orifice extérieur. La première disposition se rencontre surtout chez les Prosobranches marins (*Nassa*, etc.) où elle a été bien étudiée par Bobretzky. Elle consiste en une masse de cellules située de chaque côté du corps près de la base du pied, non loin en arrière du voile. Cette masse devient très développée et au-dessous d'elle on peut voir une couche continue d'épiblaste. Les cellules qui la constituent se fusionnent, leurs noyaux disparaissent et elles se creusent de nombreuses vacuoles contenant des concrétions. A un stade plus avancé, toutes les vacuoles se réunissent et forment une cavité remplie par une masse granuleuse brune.

L'organe rénal provisoire interne se rencontre chez un grand nombre de Gastéropodes Pulmonés (Lymnée, Planorbe, etc.). Il consiste en une paire de tubes en forme de V avec une branche pédieuse et une branche céphalique. La première s'ouvre à l'extérieur un peu en arrière du voile ; la dernière est ciliée et s'ouvre dans la cavité générale chez les Pulmonés aquatiques (Fol). Bütschli et Rabl en donnent cependant des descriptions un peu différentes.

Cet organe consiste, d'après la description de Bütschli (n° 244), chez les Pulmonés d'eau douce (Lymnée, Planorbe), en un sac arrondi situé près de la tête et s'ouvrant par un tube allongé et richement cilié dans le voisinage de l'œil. Du sac se détache un second tube plus court dirigé vers le pied, qui semble cependant se terminer par une extrémité aveugle. Les cellules qui tapissent le sac contiennent des concrétions : on distingue dans la lumière du sac une cellule particulièrement grosse attachée au côté tourné vers l'œil. Ces organes coexistent chez la Lymnée avec des organes rénaux provisoires du type de ceux des Prosobranches marins.

Rabl (n° 268) a récemment donné de la structure et du développement de cet organe chez le Planorbe une description un peu différente. Il consiste de chaque côté en un tube en V dont les deux extrémités s'ouvrent dans la cavité générale. Une des branches est dirigée vers le champ du voile, l'autre vers le pied. Il dérive des cellules de la partie antérieure de la bande mésoblastique. La grosse cellule mésoblastique (p. 210) de chaque côté se développe en deux processus, les deux branches du futur organe rénal. Une cavité creusée dans la cellule se continue dans chaque branche, et les deux branches du V sont formées par la perforation des parties centrales des cellules mésoblastiques voisines.

Chez les embryons de Limace, Gegenbaur a trouvé une paire de sacs rénaux provisoires ramifiés dont les parois contenaient des concré-

tions. Ces sacs sont pourvus de conduits dirigés en avant et ouverts sur le côté dorsal de la bouche. Cet organe est probablement de la même nature que l'organe rénal provisoire des autres Pulmonés.

Organe rénal permanent. — Suivant l'observateur le plus récent, Rabl (n° 268), dont les descriptions s'appuient sur des coupes figurées, l'organe rénal permanent, chez les Gastéropodes, dérive d'une masse de cellules mésoblastiques voisine de l'extrémité de l'intestin. Cette masse est d'abord rejetée un peu du côté gauche, puis s'allonge, se creuse et se soude à l'épiblaste du côté gauche de l'anus (fig. 116, *r*). Après la formation du cœur l'extrémité interne s'ouvre dans le péricarde et devient ciliée, la partie médiane devient glandulaire et des concrétions se montrent dans les cellules qui la tapissent ; la poche terminale constitue le conduit efférent.

Les observateurs antérieurs ont en général fait dériver cet organe de l'épiblaste : selon Rabl, cela est dû à ce qu'ils ont étudié un stade trop avancé du développement (1).

Chez les Céphalopodes, les sacs excréteurs ou organes de Bojanus semblent être des différenciations du mésoblaste (2). Une partie de leurs parois enveloppe de bonne heure les veines branchiales ; la véritable région glandulaire de l'organe semble être formée par cette partie de la paroi. L'épithélium qui constitue la paroi interne de chaque sac est de bonne heure très columnaire.

Le développement de l'organe de Bojanus chez les Lamellibranches a été étudié par Lankester. D'après lui il se développe comme une invagination paire de l'épiblaste immédiatement du côté ventral de l'anus.

Glandes génitales. — Les glandes génitales des Mollusques sembleraient se développer dans la période postlarvaire, mais nos connaissances à ce sujet sont extrêmement peu avancées.

Chez les Ptéropodes, Fol croit avoir prouvé que la glande hermaphrodite dérive de deux formations indépendantes, l'une testiculaire, d'origine épiblastique ; l'autre, ovarique, d'origine hypoblastique.

Ces vues de Fol me paraissent loin d'être assez bien établies pour être acceptées dans l'état actuel de la science.

Les glandes génitales des Céphalopodes semblent être de simples différenciations du mésoblaste. Elles sont d'abord en rapports étroits

(1) Dans un travail plus récent, Fol maintient que le rein, asymétrique dès l'origine, apparaît sur le côté gauche de l'anus chez les espèces sénestres et sur le côté droit chez les espèces dextres sous la forme d'un bourrelet de cellules épiblastiques plongeant dans la cavité générale. Ce bourrelet se creuse bientôt d'un canal ouvert à l'extérieur et, après la formation du péricarde, entre en connexion avec sa cavité (H. Fol. Développement des Gastéropodes pulmonés. *Archiv. de Zool. exp.*, VIII. 1880). (*Trad.*).

(2) Je m'appuie sur les figures de Bobretzky.

avec le cœur aortique (fig. 137, *kd*), mais s'en séparent bientôt complètement.

Tube digestif. — La formation de l'archentéron et les relations de son orifice avec la bouche et l'anus permanents ont déjà été exposées et ne nécessitent pas de nouveaux détails. On peut traiter l'histoire du développement du tube digestif sous trois chefs pour chaque groupe : le mésentéron, le stomodæum et le proctodæum.

Le mésentéron. — Chez les Gastéropodes et les Ptéropodes, le mésentéron, comme on l'a déjà vu, forme un sac simple qui peut cependant, à cause de la présence du vitellus nutritif, être d'abord dépourvu de lumière. Une portion antérieure de ce sac donne naissance à l'estomac et au foie, et une portion postérieure à l'intestin. Cette dernière portion est la première à se différencier comme telle et forme un tube étroit reliant la dilatation antérieure à l'anus. Pendant ce temps, les cellules d'une grande partie de la portion antérieure du mésentéron subissent des transformations particulières. Elles augmentent de volume et dans chacune d'elles apparaît un dépôt de matériaux nutritifs, qui souvent au moins dérivent de l'absorption de l'albumen dans lequel flotte l'embryon. Les cellules du côté dorsal voisines de l'invagination œsophagienne et toutes les cellules du côté ventral ne subissent cependant pas ces transformations. Ainsi se distingue une région antérieure et ventrale adjacente à l'œsophage qui se revêt complètement de petites cellules et forme l'estomac véritable. La partie située au-dessus et en arrière de l'estomac est tapissée par de grosses cellules nutritives et forme le foie. Elle s'ouvre dans l'estomac au point d'union du dernier avec l'intestin qui, dans les stades postérieurs, se recourbe un peu en avant et à droite. Plus tard encore, la région hépatique se ramifie, le contenu albumineux de ses cellules est remplacé par une sécrétion colorée et elle se transforme directement en le foie de l'adulte. L'estomac est d'ordinaire richement cilié.

Les diverses modifications de ce type de développement de la cavité digestive doivent être considérées comme dues à l'influence perturbatrice du vitellus nutritif. Là où les cellules hypoblastiques sont primitivement très grosses quoique invaginées d'une manière normale, la paroi de la région hépatique est considérablement gonflée par le vitellus nutritif (*Natica*). Dans d'autres cas, chez certains Ptéropodes (Fol, n° 249), où l'hypoblaste est plus volumineux encore, une partie des parois archentériques se transforme en un sac bilobé ouvert dans la région pylorique dans les parois duquel est amassée une réserve considérable de matériaux nutritifs qui, peu à peu, passe dans les autres parties de la cavité alimentaire et y est digérée. Le sac nutritif bilobé, comme l'appelle Fol, finit par être complètement résorbé, bien que le foie dans quelques cas, sinon dans tous, se forme comme un nouveau sac dérivant de son conduit.

La formation de la cavité digestive permanente, lorsque l'hypoblaste est si

développé qu'il n'y a pas de véritable cavité archentérique, a été particulièrement étudiée par Bobretzky (n° 242).

Chez une espèce de *Fusus*, l'hypoblaste, lorsqu'il est entouré par l'épiblaste, est composé de quatre cellules seulement. Le blastopore reste ouvert d'une manière permanente dans la région orale et l'œsophage se développe autour de lui et lui forme une paroi. Les portions protoplasmiques des quatre cellules hypoblastiques sont tournées vers l'orifice œsophagien, et produisent par bourgeonnement de petites cellules qui au blastopore sont en continuité avec l'épiblaste de l'œsophage. Ces cellules donnent naissance en arrière à l'intestin et en avant au sac qui devient l'estomac et le foie. Ce sac reste toujours ouvert du côté des quatre grosses cellules vitellines primitives. Les cellules de la portion postérieure deviennent de plus en plus grosses et forment le sac hépatique qui remplit la portion gauche et postérieure du sac viscéral repoussant les cellules vitellines vers la droite. Les cellules qui tapissent le sac hépatique prennent une forme pyramidale, et chacune d'elles se remplit d'une masse de substance albuminoïde. Les cellules voisines de l'orifice de l'œsophage restent petites, deviennent ciliées et forment l'estomac. Elles ne sont pas nettement séparées des cellules du sac hépatique. Les cellules vitellines restent distinctes du côté droit du corps pendant la vie larvaire et leur substance nutritive est peu à peu absorbée pour la nutrition de l'embryon.

Une modification de ce mode de développement dans laquelle les matériaux nutritifs sont plus abondants encore et où le blastopore se ferme, se rencontre chez la *Nassa* et a déjà été décrite (voy. p. 216).

Le stomodæum. — Le stomodæum se forme, dans la plupart des cas, comme une simple invagination épiblastique qui rencontre le mésentéron et s'ouvre dans sa cavité. Lorsque le blastopore reste ouvert d'une manière permanente dans la région orale, le stomodæum est formé par une paroi épiblastique se développant autour de cet orifice. Dans tous les cas, le stomodæum donne naissance à la bouche et à l'œsophage. A une période postérieure, dans la région orale du stomodæum se développent la radula dans une fossette ventrale spéciale et les glandes salivaires qui sont de simples diverticules.

L'œsophage est d'ordinaire cilié.

Le proctodæum. — Excepté lorsque le blastopore devient l'anus permanent (Paludine), le proctodæum se forme toujours après la bouche. Sa formation est d'ordinaire précédée par l'apparition de deux cellules épiblastiques saillantes, mais il se développe toujours par une invagination très peu profonde de l'épiblaste qui ne donne naissance à aucune partie du véritable intestin.

Chez les Céphalopodes, le tube digestif est formé comme chez les autres Mollusques céphalophores de trois portions : un stomodæum formé par une invagination épiblastique qui produit la bouche, l'œso-

phage et les glandes salivaires, un proctodæum, invagination extrêmement faible de l'épiblaste, et un mésentéron tapissé par le véritable hypoblaste qui forme la portion principale de l'appareil digestif, l'estomac, l'intestin, le foie et la poche à encre (1).

Le mésentéron. — Le mésentéron est d'abord visible à la surface comme un petit tubercule situé du côté postérieur du manteau entre les rudiments des deux branchies (fig. 119 B, *an*). Dans son intérieur, comme l'a le premier montré Lankester, il apparaît une cavité.

Cette cavité est, comme chez les Gastéropodes, ouverte dans le sac vitellin et séparée seulement du vitellus lui-même, par la membrane périvitelline dont il a déjà été parlé. Elle est d'abord tapissée par des cellules indifférentes de la couche inférieure du blastoderme qui cependant deviennent bientôt columnaires et forment une couche hypoblastique définie (fig. 137, *pdh*). Entre l'épiblaste et l'hypoblaste, est une couche très nettement marquée de mésoblaste. La cavité du mésentéron s'étendant, sa paroi rencontre l'épiblaste, et au point de contact des deux feuillets l'épiblaste se déprime légèrement. En ce point, l'anus se forme à une période beaucoup plus tardive (fig. 137, *an*).

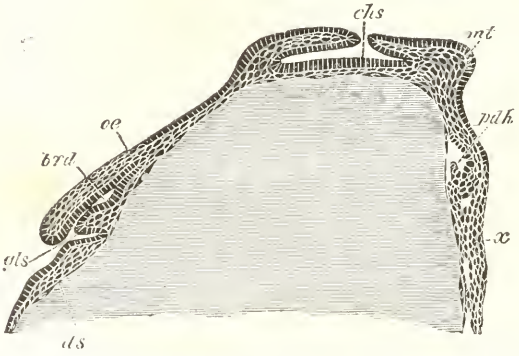


Fig. 136. — Coupe longitudinale verticale d'un œuf de Calmar au moment où la cavité du mésentéron commence à se former (d'après Bobretzky) (*).

Du côté ventral du mésentéron primitif, apparaît de très bonne heure un diverticule qui devient la poche à encre (fig. 137, *bi*).

La cavité du mésentéron encore ouverte au vitellus s'étend graduellement dans une direction dorsale au-dessus du sac vitellin, mais reste pendant quelque temps en communication avec lui à sa partie ventrale et seulement séparée de la substance du vitellus par la mem-

(1) La description qui suit s'applique spécialement au Calmar.

(*) *gls*, glande salivaire. — *brd*, gaine de la radula. — *oe*, œsophage. — *ds*, sac vitellin. — *chs*, glande coquillière. — *mt*, manteau. — *pdh*, mésentéron. — *x*, épaississement épiblastique entre les replis de l'entonnoir.

brane périvitelline. De bonne heure, les parois du mésentéron émettent une paire de diverticules hépatiques.

En s'étendant, la cavité du mésentéron se dilate à son extrémité distale en une chambre destinée à former l'estomac (fig. 137, *mg*). Vers ce moment, l'anus est perforé. Peu après, le mésentéron rencontre l'œsophage et entre en communication avec lui à l'extrémité dorsale du sac vitellin ; mais au moment où cela a lieu, l'hypoblaste s'est étendu sur toute la cavité et l'a séparée du vitellus. La membrane périvitelline, pendant toute cette période, est entièrement passive et ne prend pas part à la formation des parois de la cavité digestive.

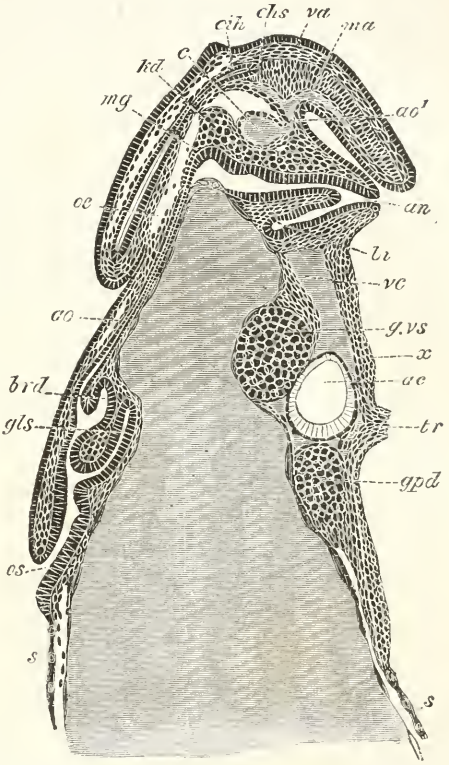


Fig. 137. — Coupe longitudinale d'un embryon avancé de Calmar (d'après Bobretzky) (*).

Le stomodæum. — Le stomodæum apparaît comme une invagination épiblastique du côté antérieur du blastoderme avant qu'il n'existe aucune trace du mésentéron. Il augmente rapidement en profondeur et peu après la formation de la cavité du mésentéron, sa paroi adjacente au sac vitellin émet un diverticule qui forme les glandes salivaires (fig. 136 et 137, *gls*). Immédiatement en arrière de l'orifice des glandes salivaires, apparaît sur son plancher un renflement qui devient l'odontophore, et en arrière de celui-ci, une poche de la paroi stomodæale forme la gaîne de la radula (fig. 136 et 137, *brd*). Enfin, en arrière de celle-ci, l'œsophage se continue postérieurement vers la face dorsale comme un tube très étroit qui finit par s'ouvrir dans l'estomac (fig. 137).

La portion terminale du rudiment des glandes salivaires se divise

(*) *os*, bouche. — *gls*, glande salivaire. — *brd*, gaine de la radula. — *ao*, aorte antérieure. — *ao'*, aorte postérieure. — *va*, branche de l'aorte postérieure se rendant au sac coquillier. — *ma*, branche de l'aorte postérieure pour le manteau. — *c*, cœur aortique. — *oe*, œsophage. — *mg*, estomac. — *an*, anus. — *bi*, poche à encre. — *kd*, tissu germinatif. — *eih*, sac coquillier. — *vc*, veine cave. — *g.vs* ganglion viscéral. — *g.pd*, ganglion pédieux. — *ac*, sac auditif. — *tr*. entonnoir.

en deux parties, dont chacune émet de nombreuses ramifications qui constituent les glandes permanentes. La plus grande partie du diverticule primitif forme le canal impair des deux glandes (1).

Chez la larve observée par Grenacher, la paroi antérieure des glandes salivaires apparaissait sous forme de diverticules latéraux indépendants du plancher de la bouche, près de l'orifice des glandes salivaires postérieures.

Le sac vitellin des Céphalopodes. — Le vitellus, comme on l'a déjà vu, est de bonne heure complètement enfermé dans une membrane formée de cellules aplaties qui constituent un sac vitellin défini. Il est, dans les formes les plus typiques de Céphalopodes, divisé en une portion externe et une portion interne, dont la première est probablement une modification spéciale de la partie médiane du pied des autres Mollusques céphalophores (voy. p. 264). A aucune période le sac vitellin ne communique avec le tube digestif. Les deux régions ne sont pas d'abord séparées par une constriction. Dans la seconde moitié de la vie embryonnaire la condition du sac vitellin subit des changements considérables. La portion interne augmente rapidement de volume aux dépens de la portion externe, et la dernière diminue très rapidement et est séparée par une constriction de la première à laquelle elle reste attachée par un canal vitellin très étroit.

Le sac vitellin interne se divise en trois portions : une portion dilatée dans la tête, une portion étroite dans le cou et une portion extrêmement développée dans la région palléale. C'est la dernière portion qui se développe surtout aux dépens du sac vitellin externe. Elle émet à son extrémité dorsale deux lobes qui entourent et embrassent la partie inférieure de l'œsophage. Le passage du vitellus du sac vitellin externe dans le sac interne est probablement dû en grande partie aux contractions du premier.

Le sac vitellin externe n'est pas vasculaire et l'absorption du vitellus pour la nutrition de l'embryon ne peut probablement avoir lieu que dans le sac vitellin interne. Le caractère le plus remarquable du sac vitellin des Céphalopodes est le fait qu'il est situé du côté du tube digestif opposé aux cellules vitellines qui forment un sac vitellin rudimentaire chez des Gastéropodes tels que les *Nassa* et les *Fusus*. Dans ces formes, le sac vitellin est d'abord dorsal, mais plus tard il est reporté du côté droit par le développement du foie. Chez les Céphalopodes, au contraire, le sac vitellin est situé du côté ventral du corps.

Ce que l'on sait du développement du tube digestif chez les Polyplacophores a déjà été mentionné.

Chez les Lamellibranches (Lankester, n° 239), le mésentéron s'étend de bonne heure en deux lobes latéraux qui forment le foie, tandis que la partie située entre eux devient l'estomac.

Chez le *Pisidium*, l'intestin dérive du pédicule d'invagination originel qui reste attaché d'une manière permanente à l'épiblaste. Le sto-

(1) Chez le Calmar il n'existe qu'une seule paire de glandes salivaires.

modæum est formé par l'invagination épiblastique ordinaire et produit la bouche et l'œsophage. Le développement du stylet cristallin et de son sac ne paraît pas être connu. Chez l'adulte, le sac du stylet cristallin s'ouvre dans une partie du tube digestif qui semble appartenir au mésentéron. Si cependant le développement venait à montrer qu'ils dérivent en réalité du stomodæum, on pourrait les considérer comme des rudiments de l'organe qui constitue l'odontophore et son sac chez les Mollusques céphalophores, interprétation qui serait d'un grand intérêt philogénétique.

Mollusques en général.

(238) T. H. Huxley. On the morphol. of the Cephal. Mollusca (*Phil. Trans.* 1853).
(239) E. R. Lankester. On the developmental history of the Mollusca (*Phil. Trans.* 1875).
(240) H. G. Bronn et W. Keferstein. *Die Klassen u. Ordnungen d. Thierreichs*, III. 1862-1866.

Gastéropodes et Ptéropodes.

(241) J. Alder and A. Hancock. Devel. of Nudibr. (*Ann. and Magaz. nat. Hist.*, XII. 1843).
(242) N. Bobretzky. Studien über die embryonale Entwicklung d. Gasteropoden (*Archiv f. mikr. Anat.*, XIII).
(243) W. K. Brooks. Preliminary Observations on the Development of marine Gasteropods (*Chesapeake Zoological Laboratory*, Session of 1878. Baltimore. 1879).
(244) O. Bütschli. Entwicklungsgeschichtliche Beiträge (*Paludina vivipara*) (*Zeit. f. wiss. Zool.*, XXIX. 1877).
(245) W. Carpenter. On the devel. of the embr. of *Purpura lapillus* (*Trans. micros. Soc.*, 2e sér., III. 1855).
(246) W. Carpenter. On the devel. of the *Purpura* (*Ann. and Mag. of Nat. Hist.* 2e sér., XX. 1857).
(247) E. Claparède. Anatomie u. Entwickl. der *Neritina fluviatilis* (*Müller's Archiv.* 1857).
(248) H. Eisig. Beitr. z. Anat. u. Entwickl. der Geschlechtsorg. von *Lymnæus* (*Zeitschr. f. wiss. Zool.*, XIX. 1869).
(249) H. Fol. Sur le développement des Ptéropodes (*Archiv. d. zool. expérim. et générale*, IV. 1875).
(250) H. Fol. Sur le développement des Gastéropodes pulmonés (*Compt. rend.* 1875, p. 523-526).
(251) H. Fol. Sur le développement des Hétéropodes (*Archiv. de zool. expérim. et générale*, V. 1876).
(252) C. Gegenbaur. Beit. z. Entwicklungsgesch. der Landgasteropoden (*Zeitschr. f. wiss. Zool.*, III. 1851).
(253) C. Gegenbaur. *Untersuch. üb. Pteropoden u. Heteropoden.* Leipzig, 1855.
(254) H. von Jhering. Entwicklungsgeschichte von *Helix* (*Jenaische Zeitschrift*, IX. 1875).
(255) W. Keferstein and E. Ehlers. Beob. üb. d. Entwickl. v. *Eolis peregr.* (*Zool. Beitr.* 1861).
(256) J. Koren et D. C. Danielssen. Bemärk. til Mollusk Udvikling. (*Nyt Mag. f. Naturwidensk.*, V. 1847. *Isis*, p. 202. 1848).
(257) J. Koren et D. C. Danielssen. *Bidrag til Pectinibr. Udvikl.* Bergen, 1851 (supplément, 1852). (*Ann. and Mag. Nat. Hist.* 1857.)
(258) A. Krohn. Beobacht. aus Entwickl. der Pteropoden u. Heterop. (*Müller's Archiv*, 1856-1857).
(259) A. Krohn. *Beitr. zur Entwickl. der Pteropoden u. Heteropoden.* Leipzig, 1860.

(260) H. de Lacaze-Duthiers. Mém. sur l'anat. et l'embryog. des Vermets, 2e partie (*Ann. sc. nat.*, 4e sér., XIII. 1860).

(261) P. Langerhans. Zur Entwickl. der Gasterop. Opisthobr. (*Zeitschr. f. wiss. Zool.*, XXIII. 1873).

(262) E. R. Lankester. On the development of the Pond-Snail (*Quart. J. of Micr., Scie*, XIV. 1874).

(263) E. R. Lankester. On the coincidence of the blastopore and anus in *Paludina vivipara* (*Quart. J. of Micr. Scie.*, XVI. 1876).

(264) F. Leydig. Ueber *Paludina vivipara* (*Zeitschr. f. wiss. Zool.*, II. 1850).

(265) J. Müller. *Ueber Synapta dig. u. üb. d. Erzeug. v. Schnecken in Holoth* 1852.

(266) J. Müller. Bemerk. aus d. Entwickl. der Pteropoden (*Monatsber. Berl. Akad.* 1857).

(267) C. Rabl. Die Ontogenie d. Süsswasser-Pulmonaten (*Jenaische Zeitschrift*, IX. 1875).

(268) C. Rabl. Ueb. d. Entwick. d. Tellerschnecke (*Planorbis*) (*Morph. Jahrbuch*, V. 1879).

(269) W. Salensky. Beitr. zur Entwickl. d. Prosobr. (*Zeitsch. f. wiss. Zool.*, XXII. 1872.)

(270) O. Schmidt. Ueb. Entwick. von *Limax agrestis* (*Müller's Archiv*, 1851).

(271) Max. S. Schültze. Ueber d. Entwick. des *Tergipes lacinulatus* (*Arch. f. Naturg.*, XV. 1849).

(272) E. Selenka. Entwick. von *Tergipes claviger* (*Niederl. Arch. f. Zool.*, I. 1871).

(273) E. Selenka. Die Anlage d. Keimbl. bei *Purpura lapillus* (*Niederl. Arch. f. Zool.*, I. 1872).

(274) C. Semper. Entwickl. der *Ampullaria polita*, etc. (*Natuurk Verhandl. Utrechts Genootsch.* 1862).

(275) An. Stecker. Furchung u. Keimblatterbildung bei *Calyptræa* (*Morphol. Jahrbuch*, II. 1876).

(276) A. Stuart. Ueb. d. Entwickl. einiger Opisthobr. (*Zeitschr. f. wiss. Zool.*, XV. 1875).

(277) N. A. Warneck. Ueber d. Bild. u. Entwick. d. Embryos bei Gasterop. (*Bullet. Soc. natural. de Moscou*, XXIII. 1850).

Céphalopodes.

(278) P. J. van Beneden. Recherches sur l'Embryogénie des Sépioles (*Nouv. Mém. Acad. de Bruxelles*, XIV. 1841).

(279) N. Bobretzky. Observations sur le développement des Céphalopodes (en russe). (*Nachrichten d. kaiserlichen Gesell. d. Freunde der Naturwiss. Anthropolog. Ethnogr. bei d. Universität Moskau*).

(280) H. Grenacher. Zur Entwicklungsgeschichte d. Cephalopoden (*Zeit. f. wiss. Zool.*, XXIV. 1874).

(281) A. Kolliker. *Entwicklungsgeschichte d. Cephalopoden.* Zürich, 1844.

(282) E. R. Lankester. Observations on the development of the Cephalopoda (*Quart. Journ. of Micr. Science*, XV. 1875).

(283) E. Metschnikoff. Le développement des Sépioles (*Archiv. d. Sc. phys. et nat.*, XXX. Genève, 1867).

Polyplacophores.

(284) A. Kowalewski. Ueb. d. Entwick. d. Chitonen (*Zoologischer Anzeiger*, n° 37. 1879).

(285) S. L. Loven. Om utvecklingen hos slägtet Chiton (*Stockholm öfversigt*, XII, 1855. *Ann. and Mag. of Nat. Hist.*, XVII. 1856, *Archiv f. Naturgeschichte.* 1856.)

Scaphopodes.

(286) H. Lacaze-Duthiers. Développement du Dentale (*Ann. d. Sci. Nat.*, 4e sér., VII. 1857).

Lamellibranches.

(287) M. Braun. Postembryonale Entwicklung d. Süsswasser-Muscheln (*Zoologischer Garten*).

(288) C. G. Carus. Neue Untersuch. üb. d. Entwickl. unserer Flussmuschel (*Verh. Leop.-Car. Akad.*, XVI. 1832).

(289) W. Flemming. Studien in d. Entwicklungsgeschichte der Najaden (*Sitz. d. k. Akad. Wiss. Wien.*, LXXI. 1875).

(290) F. Leydig. Ueber *Cyclas Cornea* (*Müller's Archiv*, 1855).

(291) S. L. Loven. Bidrag til Känned. om Utweckl. af Moll. Acephala Lamellibr. (*Vetensk. Akad. Handl.* 1848 *Arch. f. Naturg.* 1849).

(292) C. Rabl. Ueber d. Entwicklungsgeschichte d. Malermuschel (*Jenaische Zeitschrift*, X. 1876).

(293) W. Salensky. Bemerkungen über Haeckels Gastræa-Theorie (*Ostrea*) (*Arch. f. Naturg.* 1874).

(294) O. Schmidt. Ueb. d. Entwick. von *Cyclas calyculata*. Müller's *Arch.* 1854.

(295) O. Schmidt. Zur Entwickl. der Najaden (*Wien. Sitzungsber. math.-nat. Kl.*, XIX. 1856).

(296) P. Stepanoff. Ueber die Geschlechtsorgane u. die Entwicklung von *Cyclas* (*Archiv. f. Naturgeschichte.* 1865).

(297) H. Lacaze-Duthiers. Développement d. branchies d. Mollusques Acéphales (*Ann. Sc. nat.*, 4e sér., V. 1856).

CHAPITRE X

POLYZOAIRES (BRYOZOAIRES) (1)

ENTOPROCTES.

Le développement des larves de la Pédicelline est connu par les recherches de Hatschek (n° 299) beaucoup plus complètement que celui du Loxosome, dont il ne semble différer que par quelques détails. Dans les deux genres d'Entoproctes connus, la segmentation est régulière ou à peu près, Hatschek croit cependant avoir trouvé chez la Pédicelline, une légère différence entre les deux premières sphères de segmentation et les regarde comme constituant les pôles animal et végétatif de l'embryon. La segmentation, chez la Pédicelline (et c'est à ce genre seulement que s'applique la description qui suit), aboutit à la formation d'une blastophère d'une seule couche de cellules creusée d'une petite cavité de segmentation ; les pôles animal et végétatif peuvent facilement se reconnaître à cause des plus petites dimensions des cellules du pôle animal.

Les cellules hypoblastiques du pôle végétatif (2) s'invaginent de la manière normale (fig. 138 A), le blastopore se rétrécit en une fente à direction antéro-postérieure, c'est-à-dire parallèle à la ligne qui, chez l'adulte, réunit la bouche et l'anus. A l'extrémité postérieure du blastopore se montrent deux cellules particulièrement grosses, une de chaque côté de la ligne médiane (fig. 138 C, *me*) ; ces cellules sont l'origine du mésoblaste. Après l'achèvement de l'invagination, elles sont re-

(1) I. Entoproctes.
II. Ectoproctes.
1. Gymnolèmates { *a*. Chilostomes. *b*. Cténostomes. *c*. Cyclostomes.
2. Phylactolèmates.
3. Podostomates (*Rhabdopleura*).

(2) La description qui suit de la gastrula est tirée de Hatschek. D'après Salensky, il n'existe pas de cavité de segmentation et l'hypoblaste semblerait se former par délamination ou épibolie. Barrois trouve une gastrula chez la Pédicelline et le Loxosome, mais ne donne pas de détails. Uljanin a observé une cavité de segmentation chez la Pédicelline, et Schmidt paraîtrait avoir observé un stade gastrula chez le Loxosome. Aucune des descriptions que nous possédons ne peut être comparée pour la précision des détails à celle de Hatschek.

couvertes par l'épiblaste (fig. 138 C, *me*). Puis le blastopore se ferme, mais à la place qu'il occupait, l'épiblaste s'épaissit pour former le rudiment du vestibule qui, à ce stade, constitue un disque séparé par un sillon peu profond du reste du corps.

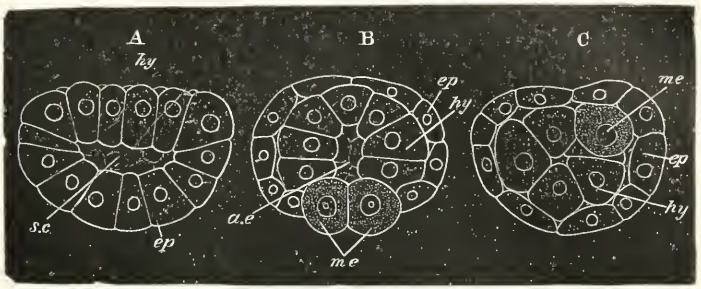


Fig. 138. — Trois stades du développement de la *Pedicellina echinata* (d'après Hatschek) (*).

A l'extrémité antérieure de ce disque apparaît une invagination qui forme l'œsophage (fig. 139 A, *oe*) et peu après une invagination postérieure qui forme le rectum (fig. 139 B, *an.i*). Le disque oral et l'œso-

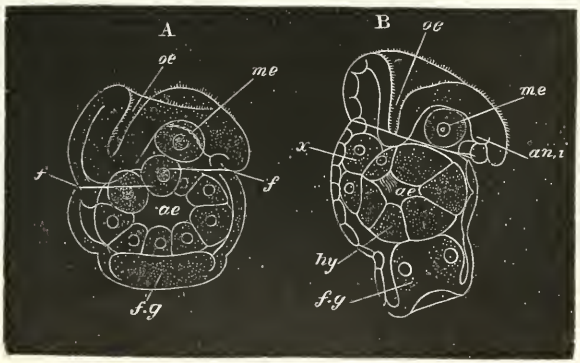


Fig. 139. — Deux stades du développement de la Pédicelline (d'après Hatschek) (**).

phage sont richement ciliés. L'œsophage d'abord, et plus tard le rectum entrent en communication avec l'archentéron (fig. 140), dont les parois ne tardent pas à se différencier en estomac et intestin ; les cellules hépatiques deviennent bientôt très visibles sur la paroi supérieure du premier (fig. 140).

(*) A, commencement de la formation de la gastrula vu de profil en coupe optique.

B, stade un peu plus avancé vu en coupe optique par la face supérieure. Il montre les deux initiales du mésoblaste.

C, stade plus avancé, après la fermeture du blastopore ; vu de profil en coupe optique. — *s.c*, cavité de segmentation. — *a.e*, archentéron. — *ep*, épiblaste. — *me*, mésoblaste. — *hy*, hypoblaste.

(**) *oe*, œsophage. — *ae*, archentéron. — *an.i*, invagination anale. — *f*, repli de l'épiblaste. — *f.g*, disque cilié. — *x*, corps problématique dérivé de l'hypoblaste (probablement bourgeon).

Pendant que le tube digestif achève de se constituer, il se forme d'autres organes importants. Le disque sur lequel sont situés les orifices anal et buccal se transforme en un véritable vestibule. Sur son plancher, entre la bouche et l'anus apparaît une éminence distincte, portant une touffe de cils (fig. 140 B), qui persiste chez l'adulte.

Cette éminence est peut-être équivalente à l'épistome des Phylactolæmates et à l'organe discoïde du *Rhabdopleura* que Lankester a comparé au pied des Mollusques (1).

Très peu de temps après la première formation du vestibule, apparaît au pôle opposé de la larve un épaississement de l'épiblaste qui

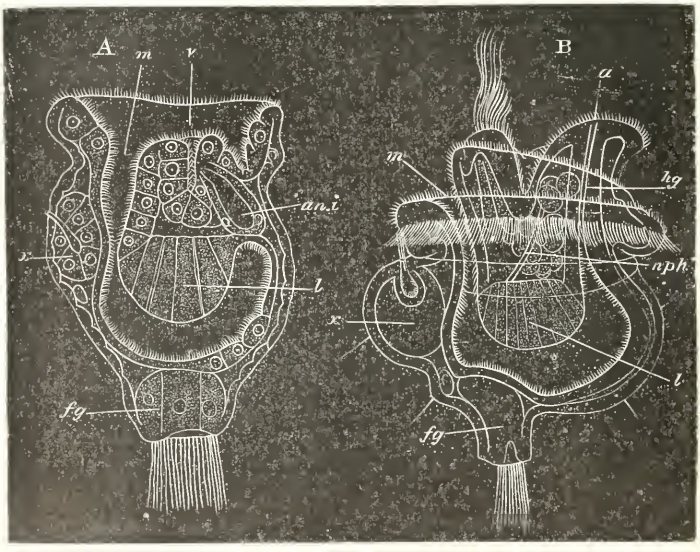


Fig. 140. — Deux stades du développement de la Pédicelline (d'après Hatschek) (*).

s'invagine bientôt et forme une fossette réversible (fig. 139 A et B, *fg*). Autour de son orifice se forme une couronne de cils raides (fig. 140, *fg*). Cet organe est peut-être équivalent à la glande du ciment décrite par Kowalevsky chez le Loxosome adulte. Je l'appellerai le disque cilié.

Les cellules épiblastiques sécrètent de bonne heure une cuticule.

Les deux cellules initiales du mésoblaste se multiplient bientôt par division et occupent l'espace situé entre le tube digestif et la paroi du corps. Elles ne se divisent pas en lames somatique et splanchnique, mais donnent naissance au tissu conjonctif interstitiel et aux muscles.

(1) Lankester, Remarks on the affinities of *Rhabdopleura* (*Quart. Journ. of micr. scienc.*, XIV, 1874).

(*) *v*, vestibule. — *m*, bouche. — *l*, foie. — *hg*, intestin terminal. — *a*, anus. — *an.i*, invagination anale. — *nph*, conduit du rein. — *fg*, disque cilié. — *x*, organe dorsal (probablement bourgeon).

Le mésoblaste forme également, d'après Hatschek, une paire de canaux excréteurs ciliés, situés entre la bouche et l'anus (fig. 140 B, *nph*). Le développement du système nerveux n'a pas été observé.

A un stade relativement avancé du développement se forme autour du vestibule une couronne de longs cils (fig. 140 B, *m*).

Du côté dorsal de l'œsophage (du côté opposé au ganglion de l'adulte) apparaît un organe remarquable formé d'une masse ovale de cellules fixée à l'épiblaste, au sommet d'une petite papille ciliée (fig. 140 A et B, *x*). Cet organe sera désigné sous le nom d'*organe dorsal* (organe subbuccal de Barrois). D'après Hatschek, il se développe comme une végétation solide des parois hypoblastiques du mésentéron un peu avant que le mésentéron se réunisse à l'œsophage (fig. 139 B, *x*). Les cellules qui le forment se disposent en un sac qui acquiert un orifice externe à la face dorsale (fig. 140 A, *x*). A un stade plus avancé, la lumière du sac disparaît, mais au point d'union de l'organe avec l'épiblaste se forme une fossette tapissée de cellules ciliées et susceptible de se retourner en une papille. L'organe lui-même se revêt d'une couche de cellules que Hatschek considère comme mésoblastiques. On rencontre chez l'embryon du Loxosome un organe presque semblable [Vogt (n° 302) et Barrois (n° 298)]. Ici cependant, il est double et forme une sorte de disque rattaché aux deux taches oculiformes.

Hatschek a émis, à propos de cet organe dorsal, la suggestion extrêmement plausible que c'est un bourgeon rudimentaire et que le sac hypoblastique qu'il contient donne naissance à l'hypoblaste du jeune polype développé par le bourgeon. Quoique, à cause du manque d'observations sur la fixation de la larve, cette suggestion n'ait pas reçu une confirmation directe, cependant les relations des organes dorsaux chez la Pédicelline et le Loxosome viennent appuyer fortement l'hypothèse de Hatschek sur leur nature. Ces formes, à l'état adulte, se multiplient l'une et l'autre par bourgeonnement ; chez la Pédicelline, il se forme successivement, sur le côté dorsal de la tige, une seule rangée de bourgeons correspondant à l'organe dorsal unique de l'embryon, tandis que chez le Loxosome il se forme deux rangées de bourgeons situées du côté droit et du côté gauche, particularité qui correspond à la duplicité de l'organe dorsal.

On ne sait presque rien sur le mode de fixation de l'embryon ; le peu d'observations que nous possédons sont dues à Barrois. D'après ces observations, il semblerait probable que la larve, comme cela est habituel chez les Polyzoaires, ne se transforme pas directement en la forme permanente, mais que, en se fixant, elle subit une métamorphose dans le cours de laquelle ses organes s'atrophient (1). Je serais porté à admettre la suggestion que toute la

(1) Mon hypothèse sur la métamorphose qui a lieu pendant la fixation de la larve implique la supposition que chez le Loxosome, sur la fixation duquel nous ne connais-

larve libre s'atrophie, tandis que l'organe dorsal seul se développe en la forme fixée (1).

Quoique les changements qui se produisent pendant le bourgeonnement ne rentrent pas dans le sujet de cet ouvrage, il peut être bon de rappeler que Hatschek a observé dans ce phénomène le développement du système nerveux et des organes génitaux. Le système nerveux apparaît comme un épaississement impair du plancher épiblastique du vestibule entre la bouche et l'anus. Au moment où il se sépare de l'épiblaste, le ganglion nerveux contient une cavité centrale qui dans la suite disparaît.

Les organes génitaux dérivent d'une paire de cellules mésoblastiques particulièrement grosses situées dans l'intervalle de l'estomac et du plancher du vestibule. Ces deux cellules entourées d'un revêtement de cellules mésoblastiques aplaties se divisent et forment deux masses cellulaires. A une période plus avancée chaque masse se divise en une partie antérieure et une partie postérieure, la première donnant naissance à l'ovaire, la dernière au testicule. La similitude de ce mode de développement des organes génitaux avec celui observé par Bütschli chez la *Sagitta*, qui est décrit plus loin (p. 345), est très frappante.

ECTOPROCTES.

Bien que l'embryologie des Ectoproctes ait été étudiée par un nombre considérable des naturalistes distingués de ce siècle, il reste encore un grand nombre de points qui ont grand besoin de nouvelles observations. La nature originelle de l'embryon a été bien interprétée par Grant, Dalyell et d'autres naturalistes, mais ce n'est qu'après qu'Huxley a montré la présence de l'ovaire et du testicule que la véritable origine sexuelle de l'embryon renfermé dans les ovicelles est devenue un fait établi pour la science. Le mémoire récent de Barrois (n° 298), bien que contenant les résultats d'une grande quantité d'observations et marquant un grand progrès dans nos connaissances, laisse encore dans un état peu satisfaisant beaucoup de points en rapport soit avec le premier développement, soit avec la métamorphose larvaire.

On peut distinguer quatre formes larvaires :

1° Une forme larvaire qui, avec de légères modifications, est commune à tous les genres des Chilostomes (excepté les *Membranipora* et les *Flustrella*) et des Cténostomes ;

sons absolument rien, il se forme directement deux bourgeons en rapport avec l'existence de deux organes dorsaux.

(1) La larve se fixe par le pôle oral, c'est-à-dire par le pourtour du vestibule. Les bords du vestibule entrent en dégénérescence ; le fond persiste au contraire entraînant le tube digestif et la poche cloacale (organe cilié situé entre la bouche et l'anus), se retourne et vient se mettre en communication avec une dépression de la face aborale qui va constituer l'ouverture de la loge. Presque tous les organes de la larve persistent donc chez l'adulte, mais avec des relations complètement inverses à celles qu'elles avaient chez la larve. La glande du pied est formée par la couronne qui entoure le vestibule et non par l'appendice caudal. Selon Barrois l'organe dorsal serait un organe sensoriel propre à la larve et sans importance morphologique (Barrois, Embryogénie des Bryozoaires) (*Journ. de l'anat. et de la physiol.*, *XVIII*, 1882, *p.* 123). (*Trad.*)

2° Une larve bivalve de *Membranipora* appelée *Cyphonautes*, dont la véritable nature a d'abord été reconnue par Schneider (n° 322) et la larve très voisine du *Flustrella;*

3° La larve typique des Cyclostomes dont nous devons la première description complète à Barrois (n° 298) ;

4° La larve des Phylactolæmates.

Chilostomes et Cténostomes. — Comme exemple du premier type de larve, on peut prendre l'*Alcyonidium Mytili*, du groupe des Cténostomes dont Barrois nous a fait connaître l'histoire, plus complètement peut-être que celle d'aucune autre forme. La segmentation commence de la manière normale par l'apparition de deux sillons verticaux suivis par un sillon équatorial qui divise l'œuf en huit sphères égales. Le stade à huit sphères est suivi, d'après Barrois, d'un stade à seize sphères formé d'une manière remarquable par l'apparition simultanée de deux sillons verticaux *tous deux parallèles* à l'un des sillons primitifs, de sorte que les sphères de segmentation à ce stade sont disposées en deux couches de huit chacune. Au stade suivant la segmentation a lieu suivant deux nouveaux plans verticaux semblables à ceux du dernier stade, mais à angles droits avec eux, et par conséquent parallèles au second des deux sillons verticaux primitifs. A la fin de ce stade, il existe trente-deux cellules disposées en deux couches de seize cellules chacune ; vue de face, chacune des couches présente une disposition régulièrement symétrique. Jusqu'au stade à seize cellules, les deux pôles de l'œuf séparés par le plan équatorial de segmentation primitif restent égaux, mais durant le stade à trente-deux cellules, les caractères des cellules des deux pôles subissent des modifications importantes. A l'un des pôles que l'on appellera pôle oral, les quatre cellules centrales deviennent beaucoup plus grosses que les douze cellules périphériques.

Les stades qui suivent immédiatement sont encore entourés d'une grande obscurité et ont été décrits d'une manière très différente par Barrois dans son mémoire originel (n° 298) et dans une note postérieure (n° 307) (1). Dans cette dernière note, il expose que les trois grosses cellules de la face orale viennent à être enveloppées par la multiplication et l'extension des douze cellules périphériques. Elles sont ainsi reportées dans l'intérieur de l'œuf et s'y divisent en une masse vitelline centrale, l'hypoblaste, et une couche périphérique mésoblastique.

Les huit cellules périphériques du pôle aboral se divisent verticalement, et comme les huit cellules centrales se divisent transversale-

(1) La note (n° 307) a surtout pour objet les transformations que subissent les larves de Chilostomes, mais la similitude des larves des Cténostomes et de celles des Chilostomes rend pratiquement certain que les corrections qui s'appliquent à l'un des groupes s'appliquent également à l'autre.

ment de manière à former une protubérance à la surface aborale, elles constituent autour de l'œuf une couronne transversale de grosses cellules qui deviennent ciliées et constituent la bande ciliée principale de l'embryon correspondant à la bande ciliée qui borde le vestibule des larves d'Entoproctes. Elles divisent l'embryon en une région orale et une région aborale. La partie centrale de la protubérance aborale forme un organe que je désignerai sous le nom de disque cilié. Il correspond probablement au disque cilié des Entoproctes. Une invagination se produit ensuite à la face orale et donne naissance à un sac ouvert à l'extérieur (fig. 141, *st*). Barrois, qui considérait primitivement ce sac comme l'estomac, préfère maintenant l'appeler le « sac interne ». A mon avis, c'est probablement le stomodæum. L'embryon est devenu pendant ce temps comprimé latéralement, et à l'extrémité que j'appellerai antérieure du disque oral, il apparaît un organe qui est peut-être homologue à l'organe dorsal de la larve de Pédicelline et est appelé par Barrois l'organe glandulaire. Il a été primitivement considéré par Barrois comme le pharynx (1).

La larve, qui a alors acquis tous les organes importants qu'elle est

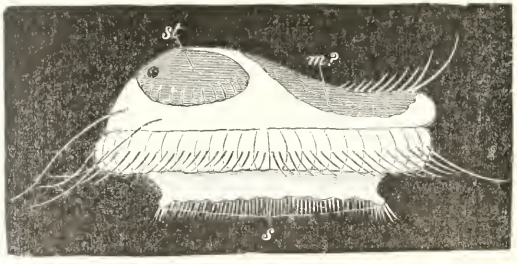


Fig. 141. — Larve libre de l'*Alcyonidium mytili* (d'après Barrois) (*).

destinée à posséder, devient libre. Elle est représentée dans la fig. 141, la face orale à la partie supérieure. Elle porte deux couronnes de cils, l'une entourant le disque cilié, l'autre formée de plus longs cils insérés sur la couronne de grosses cellules décrite plus haut. Cette couronne est un peu saillante, son bord saillant étant dirigé vers le disque cilié. L'organe (*m*?) est situé sur la face orale au fond d'une gouttière allongée, en avant de laquelle est un paquet de longs cils ou un flagellum. Entre cette gouttière et le sac interne apparaissent une paire de lobes. Deux longs flagellums sont aussi développés à l'extré-

(1) L'interprétation des parties des larves donnée dans le texte doit être considérée comme un peu conjecturale. L'opacité des larves libres est très grande et presque chacun des nombreux auteurs qui ont étudié ces larves est arrivé à des conclusions différentes sur la signification physiologique des différentes parties.

(*) *m* (?), organe dorsal. — *st*, stomodæum (?). — *s*, disque cilié.

mité postérieure de la face orale, et deux paires, l'une antérieure, l'autre postérieure, de taches oculiformes font également leur apparition. Vers l'extrémité postérieure de la face orale, on voit un corps (*st.*) qui forme le sac interne. Si je ne me trompe pas en le considérant comme le stomodæum, il est probable qu'il ne se soude jamais avec l'hypoblaste invaginé et que la cavité digestive de la larve reste par conséquent d'une manière permanente dans un état imparfait.

Repiachoff (n° 318) a fait sur le premier développement du *Tendra* des observations attentives qui s'accordent sous certains rapports avec les résultats auxquels est arrivé Barrois dans son second mémoire. Ses observations ne sont malheureusement pas poussées jusqu'au développement complet de la larve.

L'œuf se divise de la manière normale en deux, puis en quatre segments uniformes. Ces quatre segments se divisent ensuite par un sillon équatorial en quatre segments dorsaux et quatre segments ventraux, les premiers constituant le pôle aboral et formant l'épiblaste, et les derniers le pôle oral. Les stades à seize et trente-deux cellules paraissent se former de la même manière que chez l'*Alcyonidium*, mais entre les deux couches de cellules formant les pôles oral et aboral une cavité de segmentation bien définie fait son apparition au stade à seize cellules. Au stade à trente-deux cellules, les quatre cellules médianes du côté oral, qui sont plus grosses que les autres, se divisent en deux rangées de manière à former un épaississement faisant saillie dans la cavité de segmentation. Par l'apparition d'une lumière dans cet épaississement, il devient l'archentéron qui communique avec l'extérieur par un blastopore situé au milieu de la face orale. Le blastopore finit par se fermer.

Le sac archentérique de Repiachoff est évidemment le même organe que les quatre cellules invaginées de la face orale de Barrois. Malheureusement Repiachoff n'a pas suivi plus loin leur histoire.

La larve libre nage pendant quelque temps, puis se fixe et subit une métamorphose ; mais la manière exacte dont s'effectue cette métamorphose est encore très incomplètement connue.

Suivant les dernières descriptions de Barrois, la fixation se fait par la face orale (1). Le sac interne s'évagine et forme une plaque quadrangulaire par laquelle la larve se fixe. L'épiblaste de la face aborale forme un repli qui se recourbe vers la face orale, et l'enveloppe de sorte que la bande ciliée est transportée dans l'intérieur de la larve. Puis cette bande et toutes les parties de la face orale à l'exception des lobes pairs, entrent en dégénérescence, et forment une masse nutritive ou vitelline. La peau de la larve après ces transformations donne naissance à l'ectocyste ou cellule du futur polype. Le futur polype lui-même paraît dériver en partie des deux lobes dont il a déjà été parlé,

(1) Barrois lui-même a soutenu l'opinion contraire dans son premier mémoire, et d'autres observateurs ont fait de même.

en partie d'une invagination dans la région du disque cilié (1).

Le premier rudiment distinct du polype apparaît comme un corps blanc qui peu à peu se développe et forme le tube digestif et le lophophore. Pendant son développement, l'ectocyste s'accroît rapidement, et le vitellus qu'il renferme se sépare des parois et se place dans la cavité générale du futur polype, d'ordinaire en arrière du tube digestif en voie de développement. Selon Nitsche (n° 316), il est fixé à un cordon protoplasmique (funicule) qui réunit le fond de l'estomac à la paroi de la cellule. Il n'a probablement (Nitsche, etc.) que le rôle de substance nutritive; mais, selon Barrois, il forme les muscles et spécialement les muscles rétracteurs (2).

(1) Les descriptions à ce sujet sont si peu satisfaisantes et si contradictoires qu'il ne me paraît pas utile de les citer ici; les dernières descriptions de Barrois même qui contredisent entièrement ses premiers travaux peuvent à peine être considérées comme satisfaisantes.

(2) Barrois, dans un mémoire (*) étendu, a récemment exposé en détail et complété les résultats de ses dernières recherches indiqués seulement dans la note dont il est rendu compte dans le texte (n° 307). Il prend pour type la *Lepralia unicornis*, à laquelle s'appliquent particulièrement les faits qui suivent.

Après la segmentation (p. 277) et la formation d'une gastrula par invagination suivant le mode décrit par Repiachoff (p. 279), la masse des cellules invaginées se détache de l'épiblaste et se divise en une masse centrale hypoblastique (fig. 142 A, *hy*) et deux bandes mésoblastiques qui se rejoignent du côté postérieur (*me*). Puis bientôt le mésoblaste se fusionne de nouveau avec l'hypoblaste, la soudure procédant d'arrière en avant, et le tout se résout en une masse de vitellus nutritif qui remplit la cavité générale de la larve (fig. 142 B, *v*).

Les cellules de la couronne se divisent à leur extrémité aborale et donnent naissance à un cercle de petites cellules. Entre ces cellules et la *calotte* (disque cilié du texte) constituée essentiellement par un cercle de grandes cellules radiaires situées au-dessous de l'épithélium, se produit une invagination circulaire qui se montre sous la forme d'un sillon dans la fig. 142 B (*p*) et qui formera la cavité palléale (fig. 142 B et C, fig. 143 A, *p*).

A la face orale, outre le *sac* (*s*) à peu près central, il apparaît en avant sous l'épiblaste une formation glandulaire (fig. 142 B, *g*) à la rencontre de laquelle s'avance une invagination épiblastique longitudinale constituant la *fente ciliée*. En avant et autour de celle-ci se différencie un épaississement épiblastique en forme de fer à cheval creusé d'une cavité propre. L'ensemble de ces formations constitue l'*organe piriforme* (organe dorsal du texte) (fig. 142 C et fig. 143, *p*). Il porte le plumet vibratile.

Entre l'organe piriforme et le sac se développent deux petits lobes pairs formés d'une rangée de longues cellules cylindriques que je propose d'appeler d'après leur rôle les *myoblastes du polypide* (fig. 142 C et fig. 143 *m*).

Telle est la structure de la larve libre (fig. 142 C). Elle se fixe par la face orale et à l'aide du sac dévaginé (fig. 143 A, *s*). En même temps la cavité palléale s'étale et la face aborale s'étend vers le bas de façon à former tout le tégument externe de la larve pendant que la portion périphérique de la face orale entraînant la couronne s'enfonce en une invagination annulaire dans l'intérieur de la larve (fig. 143 B). Le bord de la face aborale ne tarde pas à se souder à la lame inférieure de la base du sac qui se détache du reste de la face orale. En même temps le bord aboral de la couronne ciliée s'est lui-même soudé au bord de la lame supérieure de façon à former dans l'intérieur de la larve un anneau creux (fig. 143 C) constitué en dehors par la couronne retournée et l'organe piriforme, en dedans par le pédoncule du sac.

L'anneau creux tout entier entre en dégénérescence et se résout en globules vitellins qui se confondent avec ceux dérivés de l'hypoblaste et du mésoblaste primitifs.

(*) J. Barrois. — Mémoire sur la métamorphose des Bryozoaires (*Ann. des sc. nat.*, 6e série, IX, 1880).

En adoptant l'hypothèse déjà suggérée à propos des Ectoproctes, la métamorphose qui vient d'être décrite semblerait être un bourgeonnement accompagné de la destruction de la larve originelle.

Les myoblastes du polypide persistent seuls, s'accroissent et, passant au-dessus des restes de l'organe piriforme, s'unissent en un corps impair.

L'épithélium du polypide se forme par une invagination de la calotte donnant naissance à une vésicule (fig. 143 B et C, *po*) qui bientôt rencontre le myoblaste unique. Celui ci l'entoure et forme la couche musculaire du polypide. Le pédoncule d'invagination disparaît et le polypide devient libre dans la cavité générale; il se développe plus tard un pédoncule définitif de nouvelle formation qui constitue la gaine tentaculaire. La plus grande partie de la masse des globules de dégénérescence est en fin de compte englobée dans le polypide et prend part à la formation de sa cavité digestive.

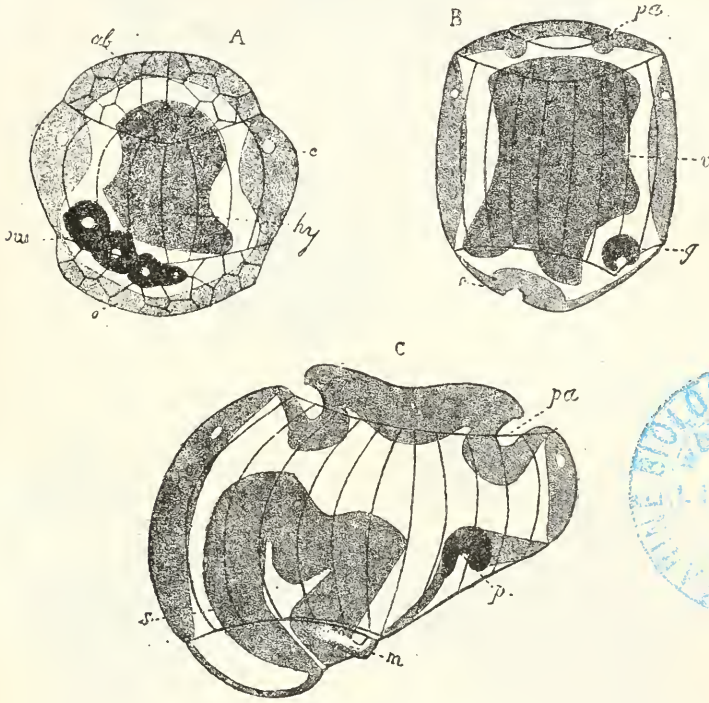


Fig. 142. — Trois stades du développement de la *Lepralia unicornis* (d'après Barrois) (*).

L'épithélium externe provenant de la face aborale et de la lame inférieure du sac retourné sécrète une enveloppe chitineuse et devient l'ectocyste.

La partie postérieure de la larve devient la partie antérieure de l'adulte.

Les caractères généraux de la métamorphose sont essentiellement les mêmes (**) chez

(*) A, stade avec hypoblaste et mésoblaste distincts.
B, stade après la résolution de l'hypoblaste et du mésoblaste en une masse vitelline.
C, larve libre.
La face aborale (*ab*) est représentée en haut et la face orale (*o*) en bas. — *c*, couronne. — *hy*, hypoblaste. — *me*, mésoblaste. — *v*, masse vitelline résultant de la fusion de l'hypoblaste et du mésoblaste. — *pa*, cavité palléale. — *s*, sac. — *g*, organe glandulaire. — *p*, organe piriforme. — *m*, myoblaste du polypide.

(**) Barrois, *loc. cit.* (*Journ. de l'anat. et de la physiol.*, XXIII, 1882.)

Cette opinion sur la nature de la métamorphose post-embryonnaire semble être celle de Claparède et de Salensky et est confirmée par la description

les autres Ectoproctes. Chez les Cténostomes, le sac est presque atrophié et réduit à une petite masse solide, les cellules de la couronne ont au contraire une longueur énorme, ce

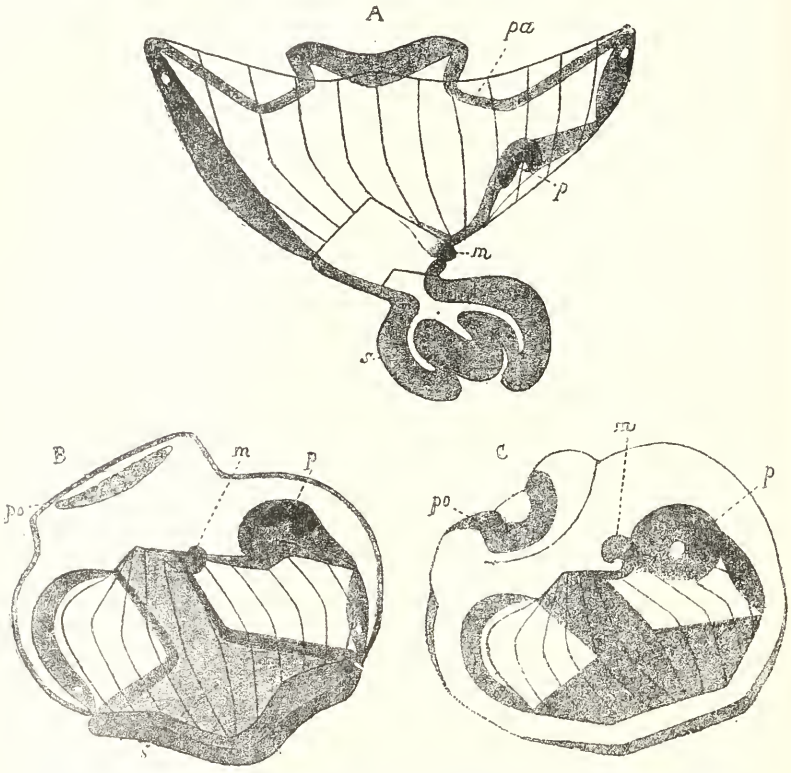


Fig. 113. — Trois stades du développement de la *Lepralia unicornis* (d'après Barrois) (*).

qui les force à se replier plusieurs fois dans leur invagination. Chez les Cyclostomes, la couronne n'existe pas, mais elle est représentée par la portion périphérique de la face orale et la métamorphose est très semblable à celle des Chilostomes. Enfin la métamorphose des Phylactolæmates semble également pouvoir se ramener au même type, malgré l'absence complète du sac interne. Dans tous ces derniers cas le développement du polypide n'a pas été suivi d'une manière satisfaisante.

En résumé, chez tous les Bryozoaires tant Entoproctes qu'Ectoproctes, la métamorphose consiste dans la fixation par la face orale, l'enfoncement de cette face en dedans de l'embryon et l'extension de la face aborale qui forme toute la paroi de la loge définitive et la division de la face orale en deux parties dont l'une reste adhérente à la base de la loge ou dégénère et l'autre (tube digestif et portion centrale du vestibule des Entoproctes, myoblastes du polypide des Ectoproctes) (Chilostomes) se porte vers le pôle opposé pour se mettre en relation avec une invagination de la face aborale (calotte des Ectoproctes, épaississement labial des Entoproctes) et former avec elle le polypide. (*Trad.*)

(*) A, larve au moment de la fixation.
B et C, deux stades plus avancés de la métamorphose de la larve en adulte. — *pa*, cavité palléale. — *s*, sac. — *p*, organe piriforme. — *m*, myoblaste du polypide. — *po*, polypide.

de Claparède disant que « la formation du premier polype ressemble point pour point » à celle des bourgeons subséquents. Le mode de bourgeonnement semblerait cependant présenter certaines particularités en ce que une grande partie de la peau de la larve passe directement dans le bourgeon.

Flustrella et Cyphonautes. — Le groupe de formes larvaires suivant est celui dont le *Cyphonautes* est le meilleur type connu. Les larves qui le composent semblent au premier abord n'avoir guère de traits communs avec les larves décrites jusqu'ici. Les recherches de Barrois (n° 298) et de Metschnikoff (n° 314) (mais spécialement celles du premier sur le *Flustrella hispida* dont la larve ressemble beaucoup au Cyphonautes, bien qu'avec une moins grande complexité d'organisation) ont cependant fourni une base satisfaisante pour établir une comparaison générale du Cyphonautes avec les autres larves d'Ectoproctes.

La segmentation et les premiers stades embryonnaires du *Flustrella* ressemblent beaucoup à ceux de l'*Alcyonidium*. Il se forme une couronne saillante de grosses cellules divisant la larve en portions orale et aborale. La portion orale devient cependant bientôt très petite relativement à la portion aborale et s'aplatit dans le sens vertical de façon à être presque au même niveau que la couronne de grosses cellules. Au stade suivant, l'aplatissement se complète et la couronne de grosses cellules entoure comme le vestibule des Entoproctes un disque oral

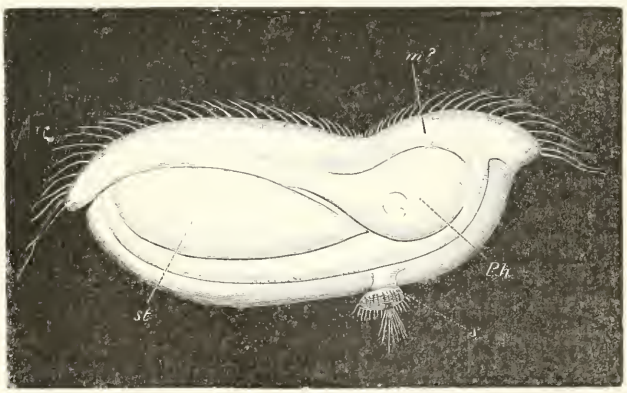


Fig. 144. — Larve avancée de *Flustrella hispida* (d'après Barrois) (*).

plat. Le côté aboral en forme de dôme constitue la plus grande partie de l'embryon.

Au stade suivant, un petit disque, le disque cilié, se forme au milieu

(*) *m* (?), gouttière au-dessus de l'organe dorsal. — *Ph*, organe dorsal. — *st*, stomodæum. — *s*, disque cilié à l'extrémité aborale du corps.

du dôme aboral. La larve devient comprimée latéralement. La couronne de grosses cellules qui constitue maintenant le bord du vestibule se couvre, comme chez la larve de Pédicelline, de cils qui sont particulièrement longs en avant de l'organe dorsal.

Puis le disque cilié (fig. 144, *s*) se réduit en dimension, mais porte un cercle de cils sur le bord et une touffe de cils au centre. La principale différence entre cette larve et celle de l'*Alcyonidium* dépend des petites dimensions du disque cilié et de la situation orale de la couronne ciliée dans la première. Il y a des types intermédiaires entre ces formes de larves.

Ce stade précède immédiatement la mise en liberté de la larve. La larve libre diffère de la larve renfermée dans l'ovicelle principalement en ce qu'elle possède une coquille de formation cuticulaire constituée par deux valves situées sur les deux côtés de l'embryon. Le disque cilié aboral de dimensions plus réduites encore perd ses cils et vient à être renfermé entre les deux valves de la coquille.

La métamorphose post-embryonnaire suit, autant du moins que nous la connaissons, le cours déjà décrit pour la larve de l'*Alcyonidium*.

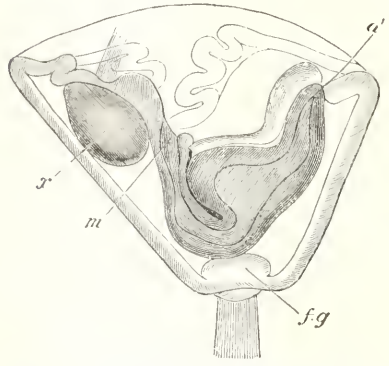


Fig. 145. — *Cyphonautes* (larve de *Membranipora*) (d'après Hatschek) (*).

Le Cyphonautes (fig. 145) forme à certaines saisons de l'année un des animaux les plus communs parmi les produits de la pêche pélagique. Il a été décrit pour la première fois par Ehrenberg, mais l'importante découverte de sa véritable nature a été faite par Schneider (n° 322) qui a montré que c'est la larve du *Membranipora* (l'espèce commune *C. compressus* est la larve du *M. pilosa*), genre de Bryozoaires chilostomes. Les plus jeunes stades de la larve n'ont pas été observés, mais par comparaison avec la larve qui vient d'être décrite, il est facile d'établir les relations générales des parties. La larve a la forme d'un triangle à sommet aboral, correspondant au sommet du dôme de la larve de *Flustrella* et à base orale. Elle est enfermée dans une coquille bivalve dont les deux valves se rencontrent sur les deux côtés, mais sont séparées le long de la base du triangle. Au sommet, il reste entre les deux valves un orifice par lequel peut sortir un disque cilié de même caractère et de même nature que celui des larves précédentes.

(*) *m*, bouche. — *a'*, anus. — *f.g*, disque cilié. — *x*, corps problématique (probablement bourgeon).

Le côté oral ou basilaire est entouré par un bord cilié un peu sinueux qui se continue autour des extrémités antérieure et postérieure du disque oral. Il est sans doute équivalent à la couronne ciliée des autres larves. La larve porte à la face orale deux orifices enfermés l'un et l'autre dans un lobe spécial de la couronne ciliée. Le plus grand des deux conduit dans une dépression que l'on peut appeler le vestibule et est situé du côté postérieur de la surface orale. Le plus petit, situé du côté antérieur, conduit dans une cavité qui semble être (Hatschek) équivalente au bourgeon rudimentaire ou organe dorsal des autres larves. La partie profonde du vestibule conduit dans la bouche (*m*) et l'œsophage; celui-ci se continue jusque près du sommet de la larve, s'y recourbe sur lui-même, se dilate en un estomac; le rectum se dirige parallèlement à l'œsophage et s'ouvre par un anus (*a*), à l'extrémité postérieure du vestibule. Un organe pair particulier est situé de chaque côté presque au-dessus de l'estomac. Sa nature est un peu douteuse. Il était regardé comme musculaire par Claparède (n° 309), opinion qui, comme l'a montré Schneider, est certainement une erreur. Allmann (n° 305) le considère comme hépatique ; pour Hatschek, c'est un épaississement de l'épiderme. A côté de ces organes est un petit corps regardé par Claparède comme un muscle accessoire. Il est situé dans la position normale du ganglion des Bryozoaires, et l'on peut par conséquent peut-être le considérer comme de nature nerveuse. Allmann fait remarquer sa ressemblance avec un ganglion bilobé, mais n'est pas porté à le considérer comme tel. La constitution des parties renfermées dans la cavité antérieure (*x*) est un peu obscure. Les descriptions les plus complètes que l'on en ait sont celles de Schneider et d'Allmann. La cavité semble être tapissée par une masse de corps sphériques en connexion avec lesquels est une saillie linguiforme qui peut être projetée en dehors de l'orifice. Dans cet organe est un corps strié, Schneider donne une bonne figure de l'organe entier.

La similitude générale du Cyphonautes et des autres larves est rendue évidente par cette description et la figure qui l'accompagne. Par la présence d'un anus, d'un vestibule et peut-être d'un système nerveux, elle montre clairement une organisation beaucoup plus compliquée que celle de toutes les autres larves de Bryozoaires, à l'exception de celles des Entoproctes.

La métamorphose post-embryonnaire du Cyphonautes, admirablement observée par Schneider, a lieu de la même manière que celle des autres larves et est accompagnée par la dégénérescence des organes larvaires et la formation d'un corps clair qui donne naissance au tube digestif et au lophophore du polype fixé. La coquille larvaire prend part à la formation de l'ectocyste du polype.

Cyclostomes. — Nous devons à Barrois la description de beaucoup la plus complète du développement des Cyclostomes, mais il est difficile d'établir jusqu'à quel point on peut accepter ses interprétations. Les larves diffèrent très considérablement des larves normales des Chilostomes et des Cténostomes, différence due surtout à l'énorme développement du disque cilié. Les observations de Barrois ont porté sur les larves des trois genres *Phalangella*, *Crisia* et *Diastopora* qui se ressemblent de très près.

L'œuf est extrêmement petit. La segmentation, autant qu'elle a été observée, est régulière (1). Pendant la segmentation, l'accroissement est très rapide, et il finit par se former une blastophère beaucoup plus grosse que l'œuf originel. La blastophère s'aplatit et se transforme en une gastrula en se recourbant à la façon d'une coupe. L'orifice de la gastrula est décrit comme persistant pour former la bouche permanente qui occupe une position terminale et centrale. Il se forme autour de la bouche un épaississement annulaire transversal qui correspond probablement à la couronne ciliée des larves précédentes, et le corps de la larve devient cilié en avant de cette couronne. L'extrémité aborale de la larve s'épaissit et s'étend en une potubérance allongée qui correspond probablement au disque cilié. La couronne devient en même temps plus saillante et forme une gaine cylindrique pour le disque cilié. Au moment où la larve sort de la cellule maternelle, elle a la forme d'un tonneau avec une légère constriction médiane séparant l'extrémité orale de l'extrémité aborale. Au centre de la face orale est située la bouche conduisant dans un estomac spacieux, tandis que l'extrémité aborale est formée par le disque cilié renfermé dans sa gaine. La surface tout entière est alors ciliée. Barrois ne décrit aucun organe équivalent au bourgeon ou organe dorsal, mais sous les autres rapports, si le disque cilié est réellement équivalent dans les deux formes, une comparaison générale entre les deux formes telle qu'elle vient d'être indiquée semble tout à fait permise. La fixation et le développement subséquent de la larve ont lieu de la manière normale.

Phylactolæmates. — Le développement des Bryozoaires phylactolæmates a été étudié par Metschnikoff (n° 315) qui décrit les œufs comme subissant une segmentation complète dans une poche incubatrice particulière développée sur les parois du corps du parent. Après la segmentation, les cellules de l'embryon se disposent en deux couches autour d'une cavité centrale. L'embryon forme alors le kyste bien connu qui donne naissance à une colonie par un processus de bourgeonnement.

(1) D'après les nouvelles observations de Barrois, la segmentation n'est régulière qu'en apparence et les cellules glissent de bonne heure les unes sur les autres, de manière à constituer une sorte de gastrula épibolique ; l'œuf est de bonne heure constitué par une couche épiblastique et une masse hypoblastique libre dans l'intérieur. La masse hypoblastique s'atrophie et l'œuf prend l'aspect d'une grosse blastosphère. Une invagination semblable à celle d'une gastrula donne naissance non pas à l'archentéron, comme l'auteur l'avait cru d'abord, mais au sac interne (Barrois, loc. cit. *Journ. de l'anat. et de la physiol.*, XVIII, 1882) (*Trad.*).

Considérations générales sur les larves des Bryozoaires.

Les différentes formes d'embryons des Bryozoaires sont représentées dans les figures 140 B, 141, 144, et 145 dans des positions que je regarde comme identiques, et la figure 146 représente ce que l'on peut considérer comme le schéma d'un Bryozoaire à l'état de larve. Dans toutes les larves il existe une couronne ciliée qui sépare une face orale d'une face aborale et semble être homologue dans toute la série. Chez l'adulte, elle est probablement représentée par le lophophore. La bouche est toujours située sur la face orale, il en est de même de l'anus chez les larves d'Entoproctes et le Cyphonautes. Il semble ainsi que le Cyphonautes, bien qu'étant la larve d'un Ectoprocte, est lui-même Entoprocte, fait qui tend à montrer que les Entoproctes sont les formes les plus primitives. Chez toutes les larves, excepté peut-être celles des Cyclostomes, il existe du côté antérieur de la bouche, chez les Entoproctes du côté oral et chez les Ectopoctes du côté aboral de la couronne ciliée, un organe auquel est attaché extérieurement un plumet de longs cils. Cet organe a été reconnu dans toute la série, d'après l'opinion d'Hatschek, comme organe dorsal ou bourgeon rudimentaire; mais il faut se rappeler que cette interprétation est de nature purement hypothétique.

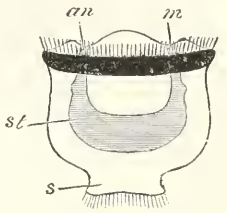


Fig. 146. — Diagramme d'une larve de Bryozoaire idéale (*).

Du côté aboral de la couronne ciliée existe chez toutes les larves un organe qui a été appelé le disque cilié, qui est probablement homologue dans toute la série. Il persiste peut-être chez l'adulte du Loxosome pour former la glande du ciment, mais non dans les autres formes.

Les Bryozoaires présentent à l'état adulte une organisation simple et presque certainement dégradée; il est par conséquent, plus que d'ordinaire, nécessaire de s'adresser à leurs larves pour déterminer leurs affinités, et diverses suggestions plausibles ont été faites pour l'interprétation des caractères des larves.

Lankester (1) a émis l'opinion que les larves sont essentiellement semblables à celles des Mollusques. Il compare la couronne ciliée principale au voile, mais a ingénieusement suggéré qu'elle ne représente pas l'anneau vélaire simple de la plupart des larves de Mollusques, mais un anneau plus étendu dans le sens longitudinal dont les branchies des Lamellibranches sont supposées par lui être les restes et

(1) Lankester, Remarks on the affinities of *Rhabdopleura* (*Quart. Journ. micr. Science*, XIV, 1874).

(*) *m*, bouche. — *an*, anus. — *st*, estomac. — *s*, disque cilié.

auquel les larves d'Echinodermes à bande ciliée continue forment un parallèle.

Il trouve le pied dans l'épistome des Phylactolæmates et le disque du *Rhabdopleura*, situés l'un et l'autre entre la bouche et l'anus, et par conséquent dans la position du pied des Mollusques. La protubérance particulière située entre la bouche et l'anus chez la Pédicelline (voy. fig. 140 B) et le Loxosome est probablement le même organe.

Enfin il identifie mon disque cilié qui, comme on l'a vu plus haut, est peut-être équivalent à la glande du cément du Loxosome adulte à la glande coquillière des Mollusques. Les interprétations de Lankester sont très plausibles, mais cependant elles me semblent soulever des objections considérables.

Absolument rien ne prouve chez les Mollusques l'existence d'une couronne ciliée longitudinale telle qu'il la suppose avoir existé, et Lankester est empêché de regarder la couronne ciliée des Bryozoaires comme équivalente au simple anneau vélaire des Mollusques parce que sa glande coquillière est située au centre et non, comme elle devrait l'être, du côté postérieur de la couronne ciliée.

Une autre objection qui se présente à moi est la ciliation invariable de la glande coquillière de Lankester, ciliation pui ne se rencontre jamais chez les Mollusques.

Il me semble que l'on obtient une comparaison plus satisfaisante entre les larves des Bryozoaires et celles des Mollusques en rejetant l'opinion qui fait du disque cilié la glande coquillière et en regardant la couronne ciliée comme équivalente au voile. Ce mode de comparaison a été adopté par Hatschek.

Mais la larve cesse alors d'avoir aucun caractère spécial de Mollusque (excepté peut-être l'organe que Lankester a identifié au pied) et ressemble seulement à une larve de Mollusque au même point qu'elle ressemble à une larve de Polychète. Le disque cilié est, dans cette hypothèse, situé au centre de l'aire du voile ou du lobe préoral et par conséquent dans la position dans laquelle on voit souvent une touffe de cils chez les Lamellibranches et d'autres larves de Mollusques ainsi que chez les larves de la plupart des Chétopodes. C'est en outre en ce point que le ganglion sus-œsophagien se forme toujours chez les Mollusques et les Chétopodes comme un épaississement de l'épiblaste (fig. 147), de sorte que l'épaississement de l'épiblaste dans le disque cilié des Bryozoaires est peut-être un rudiment du ganglion sus-œsophagien qui s'atrophie entièrement chez l'adulte après que la fixation s'est effectuée dans la région de ce disque.

La comparaison entre la larve d'un Bryozoaire et celle d'un Chétopode acquiert une grande force en prenant comme types le *Mitraria* (fig. 147) et le Cyphonautes. La similitude entre ces deux formes est si frappante que je suis porté à considérer sans aucun doute les larves

des Bryozoaires comme des trochosphères semblables à celles des Chétopodes, des Rotifères, etc., *qui sont fixées à l'état adulte par l'extrémité du lobe préoral* (1).

La fixation de la larve par son lobe préoral n'est pas plus extraor-

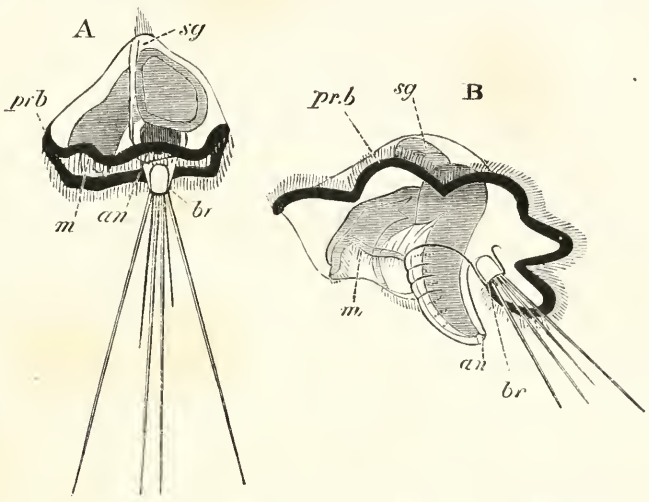


Fig. 147. — Deux stades du développement de la *Mitraria* (d'après Metschnikoff) (*).

dinaire que la fixation d'une Balane par sa tête, et après ce mode de développement, l'atrophie du ganglion sus-œsophagien n'a rien que de naturel.

Il y a un fait important qui mérite d'être noté dans le développement des Bryozoaires, c'est que, si l'hypothèse admise dans le texte sur le mode de développement de la larve en adulte est acceptée, les Bryozoaires montrent d'une manière constante le *phénomène de l'alternance des générations*. L'œuf donne naissance à une forme libre qui ne devient jamais sexuée, mais produit par bourgeonnement la forme sexuée fixée.

POLYZOAIRES EN GÉNÉRAL.

(298) J. Barrois. *Recherches sur l'embryologie des Bryozoaires*. Lille, 1877.

ENTOPROCTES.

(299) B. Hatschek. Embryonalentwicklung u. Knospung d. *Pedicellina echinata* (*Zeitschrift fur wiss. Zool*, XXIX. 1877).

(1) La larve de *Mitraria* est figurée avec la surface aborale en haut, et non en bas comme dans la figure du Cyphonautes. La bande ciliée est aussi diagrammaticalement indiquée en noir pour la rendre plus distincte.

(*) *m*, bouche. — *an*, anus. — *sg*, ganglion sus-œsophagien. — *br*, soies provisoires. — *pr.b*, bande ciliée préorale.

(300) M. Salensky. Études sur les Bryozoaires entoproctes (*Ann. scien. nat.*, 6e sér. V. 1877).

(301) O. Schmidt. Die Gattung *Loxosoma* (*Archiv f. mik. Anat.*, XII. 1876).

(302) C. Vogt. Sur le Loxosome des Phascolosomes (*Archives de Zool. expér. et génér.* V. 1876).

(303) C. Vogt. Bemerkungen zu Dr Hatschek's Aufsatz üb. Embryonalentwicklung u. Knospung von *Pedicellina echinata* (*Zeit. f. wiss. Zool.*, XXX. 1878).

ECTOPROCTES.

(304) G. J. Allman. *Monograph of fresh water Polyzoa.* Ray Society.

(305) G. J. Allman. On the structure of Cyphonautes (*Quart. J. of micr. Sc.*, XII. 1872).

(306) G. J. Allman. On the structure and development of the Phylactolæmatous Polyzoa (*Journal of the Linnean Society*, XIV, n° 77. 1878).

(307) J. Barrois. Le développement d. Bryozoaires Chilostomes (*Comptes rendus de l'Acad. des sc.*, 23 sept. 1878).

(308) E. Claparède. Beiträge zur Anatomie u. Entwicklungsgeschichte d. Seebryozoen (*Zeit. für wiss. Zool.*, XXI. 1871).

(309) E. Claparède. Cyphonautes (*Anat. u. Entwick. wirbell. Thiere.* Leipzig, 1864).

(310) R. E. Grant. Observations on the structure and nature of Flustræ (*Edinburgh new Philosoph. Journal*, 1827).

(311) B. Hatschek. Embryonalentwicklung u. Knospung d. *Pedicellina echinata* (Description du Cyphonautes). (*Zeit. f. wiss. Zool.*, XXIX. 1877.)

(312) T. H. Huxley. Note on the reproductive organs of the Cheilostome Polyzoa (*Quart. Jour. of Micr. Science*, IV. 1856).

(313) L. Joliet. Contributions à l'histoire naturelle des Bryozoaires des côtes de France (*Archives de Zoologie Expérimentale*, VI. 1877).

(314) E. Metschnikoff. Ueber d. Metamorphose einiger Seethiere (*Göttingische Nachrichten*, 1869).

(315) E. Metschnikoff (*Bull. de l'Acad. de St-Pétersbourg*, XV. 1871, p. 507).

(316) H. Nitsche. Beiträge zur Kenntniss d. Bryozoen (*Zeit. f. wiss. Zool.*, XX. 1870).

(317) W. Repiachoff. Zur Naturgeschichte d. chilostomem Seebryozoen (*Zeit. f. wiss. Zool.*, XXVI. 1876).

(318) W. Repiachoff. Ueber die ersten Entwicklungsvorgänge bei *Tendra zostericola* (*Zeit. für wiss. Zool.*, XXX. 1878. Supplément).

(319) W. Repiachoff. Zur Kenntniss der Bryozoen (*Zoologischer Anzeiger*, n° 10, I. 1878).

(320) W. Repiachoff. Bemerkungen üb. Cyphonautes (*Zoologischer Anzeiger*, II. 1879).

(321) M. Salensky. Untersuchung an Seebryozoen (*Zeit. für wiss. Zool.*, XXIV. 1874).

(322) A. Schneider. Die Entwicklung u. syst. Stellung d. Bryozoen u. Gephyreen (*Archiv f. mikr. Anat.*, V. 1869).

(323) Smitt. Om Hafsbryozoernas utveckling och fettkroppar. (*Aftryck ur öfvers. af Kong. Vet. Akad. Förh.* Stockholm, 1865).

(324) T. Hincks. *British marine Polyzoa.* Van Voorst, 1880.

[Voy. aussi les travaux de Farre, Hincks, Van Beneden, Dalyell, Nordmann.]

CHAPITRE XI

BRACHIOPODES (1)

Les observations qui ont été faites sur l'histoire embryologique des Brachiopodes ont jeté beaucoup de lumière sur la position systématique de ce groupe un peu isolé.

Développement des feuillets.

Ce que nous savons sur les premiers stades du développement des Brachiopodes est presque entièrement dû à Kowalevsky (2) (n° 326). Ses recherches s'étendent à quatre formes : l'*Argiope*, la *Terebratula*, la *Terebratulina* et le *Thecidium*. Le premier développement des trois premières suit un même plan et celui de la Thécidie un second plan.

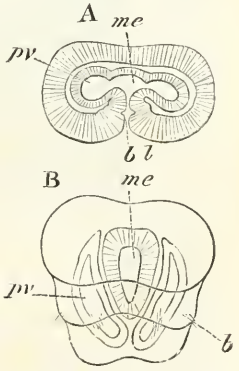


Fig. 148. — Deux stades du développement de l'*Argiope* (d'après Kowalevsky) (*).

Chez l'*Argiope* que l'on peut prendre pour type du premier groupe, les œufs sont transportés dans les oviductes (organes segmentaires) où ils subissent les premières phases de leur développement. La segmentation aboutit à la formation d'une blastosphère qui se transforme en gastrula par invagination. Le blastopore se rétrécit peu à peu et enfin se ferme, en même temps la cavité archentérique se divise en trois lobes (fig. 148 A), un médian (*me*) et deux latéraux (*pv*). Puis ces lobes se séparent complètement et le médian forme le mésentéron tandis que les deux

(1)

I. **Articulés.** { *a*, Rhynchonellides. *b*, Térébratulides.

II. **Inarticulés.** { *a*, Lingulides. *b*, Craniades. *c*, Discinides.

(2) Le mémoire de Kowalevsky est malheureusement écrit en russe. L'exposé de ses recherches donné ici est tiré de l'inspection de ses figures et d'un extrait publié dans le *Jahresberichte* de Hoffmann et Schwalbe pour 1873.

(*) A, fin du stade gastrula. — B, stade après la division de la larve en trois segments. — *bl*, blastopore. — *me*, mésentéron. — *pv*, cavité générale. — *b*, soies provisoires.

latéraux forment la cavité générale ; leurs parois externes forment le mésoblaste somatique et leurs parois internes le mésoblaste splanchnique (fig. 148 B). L'embryon s'allonge ensuite et se divise en trois segments successifs (fig. 148 B) qui sont d'ordinaire, bien que sans raisons suffisantes (voy. *Thecidium*), regardés comme équivalents aux segments des Chétopodes.

Chez la Thécidie, les œufs sont très gros et le développement a lieu dans une poche incubatrice spéciale, dans la valve ventrale. Les embryons sont attachés par des suspenseurs aux deux cirres des bras qui sont immédiatement voisins de la bouche. La segmentation est presque régulière et il se développe une très petite cavité de segmen-

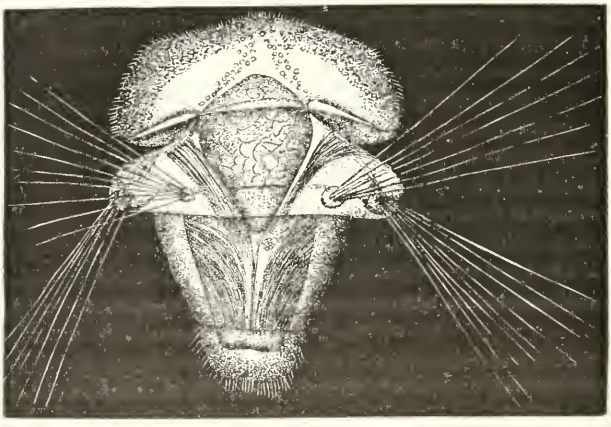


Fig. 149. — Larve d'*Argiope* vue par la face ventrale (empruntée à O. Schmidt, d'après Kowalevsky).

tation. Il n'y a pas d'invagination, mais les parois de la blastosphère produisent par bourgeonnement des cellules qui bientôt forment une masse solide centrale entourée par une couche externe, l'épiblaste. Dans cette masse centrale apparaissent trois cavités qui constituent le mésentéron et les deux moitiés de la cavité générale. Des parois distinctes se différencient autour de ces cavités. Le corps (de Lacaze-Duthiers, n° 327) se divise bientôt en deux segments dont le postérieur est le plus petit. La partie postérieure du grand segment antérieur se sépare ensuite en un nouveau segment, et enfin la partie antérieure se divise en deux segments dont l'antérieur est le plus petit. L'embryon est ainsi divisé en quatre segments dont les deux antérieurs réunis paraissent (1) correspondre au segment céphalique de l'*Argiope* ; mais ces segments se forment, non comme chez les Chétopodes et

(1) Il est à noter que les figures de Kowalevsky n'indiquent en aucune façon qu'il soit d'accord avec de Lacaze-Duthiers sous le rapport de la succession des segments.

autres formes vraiment segmentées par l'addition de nouveaux segments entre le segment le dernier formé et l'extrémité non segmentée du corps, mais par l'interpolation de nouveaux segments à l'extrémité céphalique du corps comme chez les Cestodes, de sorte que le segment postérieur est le plus âgé. En admettant l'exactitude des observations de de Lacaze-Duthiers (1), le mode de formation de ces segments me paraît rendre probable qu'ils ne sont pas identiques avec les segments d'un Chétopode. A l'extrémité antérieure de chaque embryon est attaché un suspenseur. Avant l'établissement des quatre segments, l'embryon tout entier est couvert de cils vibratiles, et deux, puis quatre yeux rudimentaires se développent sur le segment antérieur du corps.

Fig. 150. — Larve d'*Argiope* un peu plus avancée qu'au stade représenté dans la figure précédente, vue par la face dorsale (empruntée à O. Schmidt, d'après Kowalevsky).

Histoire de la larve et du développement des organes de l'adulte.

Articulés. — Les observations de Kowalevsky et de Morse nous ont donné une histoire à peu près complète de la métamorphose larvaire de quelques Articulés, tandis que les recherches de Fritz Müller, Brooks, etc., nous ont fait connaître quelques-uns des stades avancés de l'histoire des Inarticulés. Nous avons laissé l'embryon de l'*Argiope*, qui peut servir de type pour les Articulés (fig. 148 B), à l'état d'organisme trilobé pourvu d'un mésentéron clos et d'une cavité générale divisée en deux compartiments latéraux. Sur le segment médian du corps, apparaissent deux replis, l'un dorsal et l'autre ventral, destinés à former les lobes du manteau ; le lobe ventral porte deux paires de paquets de soies (fig. 148 B et 149). Les soies en même temps que les replis palléaux s'accroissent considérablement et ressemblent en apparence aux soies provisoires d'un grand nombre de larves de

(1) Kowalevsky dans ses figures représente le pénultième lobe comme non cilié

Chétopodes (fig. 167 et 168). Sur le bord postérieur du manteau apparaissent des cils. Le segment antérieur ou céphalique prend la forme d'une ombrelle dont le bord porte une couronne de longs cils, tandis qu'ailleurs il est pourvu d'un revêtement de cils courts. Deux paires d'yeux font également leur apparition sur sa face antérieure (fig. 150).

Après avoir nagé quelque temps, la larve se fixe par son lobe postérieur et se transforme graduellement en l'adulte. Le lobe postérieur

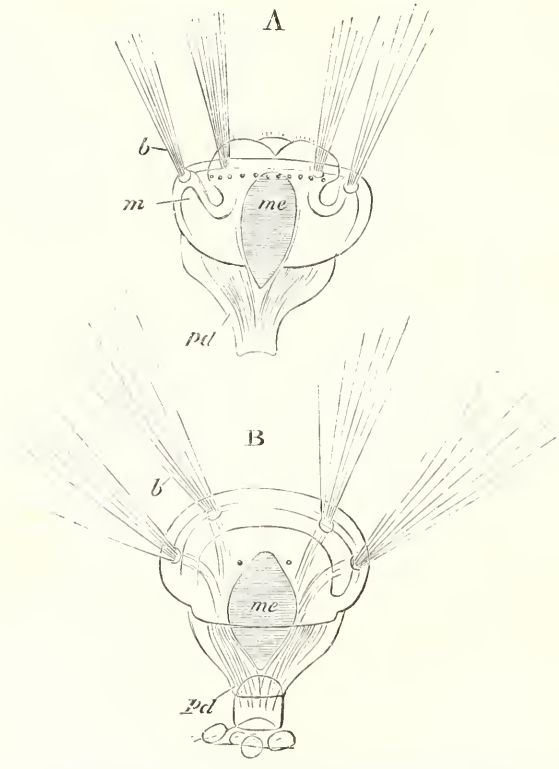


Fig. 151. — Deux stades du développement de l'*Argiope*, montrant l'extension des replis palléaux au-dessus du lobe céphalique (d'après Kowalevsky) (*).

lui-même devient le pédoncule. Après la fixation, les lobes du manteau se recourbent en avant (fig. 151 A, *m*) et enveloppent le lobe céphalique. Les valves de la coquille se forment à leur surface externe comme deux plaques chitineuses délicates (fig. 151 B). A un stade un peu plus avancé, les soies provisoires sont rejetées et remplacées par les soies permanentes entourant le bord du manteau. Le lobe céphalique se loge dans la valve dorsale de la coquille, et la bouche se forme près

(*) *m*, repli palléal. — *me*, mésentéron. — *pd*, pédoncule. — *b*, soies provisoires.

du sommet du lobe céphalique, immédiatement au-dessous des taches oculiformes, par une invagination épiblastique. Les muscles permanents se constituent par la transformation des muscles déjà existants dans l'embryon.

Autour de la bouche apparaît un cercle de tentacules qui dérivent de la couronne ciliée représentée dans la figure 150. Le cercle de tentacules est obliquement placé et la bouche est située près de son côté ventral. Les tentacules paraissent former un petit cercle post-oral comme celui du *Phoronis* (*Actinotrocha*), leur nombre augmente peu à peu à mesure que la larve avance en âge.

Les observations de Morse (nos 328 et 329) sur la *Terebratulina septentrionalis* nous ont fait connaître quelques-uns des stades avancés du développement des Térébratulides.

Le point le plus intéressant des observations de Morse sur les stades avancés est la description de la transformation graduelle du disque qui porte le petit cercle de tentacules en les bras de l'adulte. Les tentacules, au nombre de six, forment d'abord un cercle autour du bord d'un disque porté par le lobe dorsal du manteau; à leur centre est la bouche. Dans les stades ultérieurs des spicules calcaires se développent sur les tentacules. Lorsque l'embryon est très avancé, les tentacules commencent à prendre une disposition en fer à cheval qui présente une ressemblance frappante quoique probablement accidentelle avec celle des tentacules du lophophore des Bryozoaires d'eau douce. Le disque portant les tentacules se prolonge en avant en deux protubérances, les extrémités libres des futurs bras. Par ce changement de configuration du disque, les tentacules forment deux rangées, une sur le bord antérieur et une sur le bord postérieur du disque et enfin deviennent les cirres des bras. La bouche est située entre les deux rangées de tentacules, au point où les deux bras du lophophore se rejoignent en arrière. La bouche était le centre primitif du cercle de tentacules avant qu'ils aient pris la forme de fer à cheval. En avant de la bouche est une lèvre. Les bras augmentent considérablement de longueur chez la *Terebratulina* adulte; chez la Thécidie, le disque oral conserve la forme de fer à cheval, tandis que chez l'*Argiope*, la disposition circulaire embryonnaire des tentacules n'est dérangée que par l'apparition de sinuosités marginales.

La coquille apparaît sous la forme de deux plaques chitineuses qui plus tard se calcifient. Elle subit dans les différents genres des changements de forme considérables pendant son accroissement.

Quelques points peuvent être notés relativement aux états larvaires des autres Articulés.

La larve trilobée de la *Terebratulina septentrionalis* porte une touffe spéciale de cils au sommet du lobe antérieur. Les bras semblent apparaître chez la *Terebratulina caput serpentis* comme deux saillies des côtés de la bouche sur lesquelles se forment les tentacules.

Il ne semble pas se former de soies provisoires dans les embryons lobés de

la Thécidie et de la Térébratuline, mais elles apparaissent plus tard sur le bord du manteau chez la dernière. Le troisième lobe de la Thécidie donne naissance aux lobes dorsal et ventral du manteau.

Inarticulés. — Les premiers stades du développement des Inarticulés ne sont pas connus, et dans les stades les plus jeunes qui aient été observés, la coquille est déjà développée. Les jeunes larves pourvues de coquilles diffèrent cependant de celles des Articulés en ce qu'elles nagent librement et que le pédoncule n'est pas développé.

Une de ces larves, décrite par Fritz Müller (n° 331), est très probablement celle de la *Discina radiata*. Elle ressemble dans ses traits généraux à une larve d'Articulé peu après le développement des tentacules. Il existe cinq paires de longues soies provisoires, toutes, excepté les plus postérieures, portées par le lobe ventral du manteau. Des soies plus courtes sont aussi portées par le bord du lobe dorsal. La bouche est placée sur le côté ventral d'un lobe oral protractile. Elle est incomplètement entourée par quatre paires de tentacules qui forment un appareil de natation.

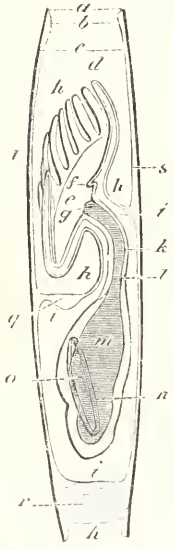


Fig. 152. — Diagramme d'une coupe longitudinale d'un embryon avancé de Lingule (d'après Brooks) (*).

Une histoire plus complète du développement de la Lingule a été récemment donnée par Brooks (n° 325). La larve la plus jeune qu'il ait observée est enveloppée par deux valves presque semblables, en forme de plaques recouvrant les deux lobes du manteau. La bouche est située au centre d'un disque attaché à la valve dorsale sur le bord duquel est un cercle de tentacules ciliés. La position générale du disque et ses rapports sont montrés par la fig. 152 qui représente une coupe diagrammatique verticale et longitudinale de l'embryon.

Avec l'accroissement de l'embryon, le nombre des tentacules augmente, les nouvelles paires se formant toujours entre le tentacule dorsal impair et les tentacules voisins. Les tentacules sont creusés d'une cavité axiale qui, à la différence des tentacules des Bryozoaires, ne communique pas avec la cavité périviscérale. Avec l'augmentation du nombre des tentacules, les parties latérales du disque tentaculaire se développent pour former les deux bras latéraux de l'adulte tandis que le bord dorsal forme le bras pelotonné, impair. Ces transformations n'ont lieu qu'après la fixation de la larve.

La fixation de la larve n'a pas été observée, mais le pédoncule dont il

(*) *a*, extrémité des valves. — *b*, épaississement marginal du manteau. — *c*, manteau. — *d*, tentacule dorsal médian. — *e*, lophophore. — *f*, lèvre. — *g*, bouche. — *h*, cavité palléale. — *i*, cavité générale. — *k*, paroi de l'œsophage. — *l*, œsophage. — *m*, chambre hépatique de l'estomac. — *n*, chambre intestinale de l'estomac. — *o*, intestin. — *q*, ganglion ventral. — *r*, muscle postérieur. — *s*, valve dorsale de la coquille. — *t*, valve ventrale.

n'existe pas de trace dans les stades jeunes se développe comme un simple prolongement de l'extrémité postérieure du corps pendant que la larve est encore libre. Il avait déjà atteint une très grande longueur dans la plus jeune larve fixée observée.

Développement des organes.

La cavité digestive après la fermeture du blastopore forme un sac clos qui est plus tard mis en communication avec l'extérieur par l'invagination stomodæale. Le foie est formé par une paire de diverticules dorsaux du mésentéron. D'après les observations de Brooks sur la Lingule, il paraîtrait que le mésentéron primitif forme l'estomac de l'adulte seulement et que l'intestin en dérive sous la forme d'un cordon plein, qui finit par atteindre le tégument en un point où se forme l'anus. Chez les Articulés, le mésentéron est aveugle et il n'existe pas d'anus.

La formation de la cavité générale par une paire de diverticules archentériques a déjà été décrite. Sa paroi somatique chez la Lingule devient ciliée et sa cavité remplie d'un fluide chargé de corpuscules comme chez un grand nombre de Chétopodes. Elle envoie enfin dans chacun des lobes dorsal et ventral du manteau une paire de prolongements en forme de cornes qui communiquent avec la cavité générale par de larges orifices ciliés. Quelques observations incomplètes de Brooks sur le développement du système nerveux chez la Lingule montrent qu'il apparaît dans l'embryon comme un anneau entourant l'œsophage avec un ganglion sous-œsophagien ventral (fig. 152, *g*), deux ganglions latéraux et deux otocystes dorsaux. Le ganglion ventral est formé par un épaississement de l'épiblaste avec lequel il reste en continuité pendant toute la vie. Le reste de l'anneau dérive du ganglion ventral sous la forme de deux cordons qui peu à peu se rejoignent du côté dorsal de l'œsophage.

Observations générales sur les affinités des Brachiopodes.

La larve de l'Argiope comme l'ont remarqué un grand nombre d'observateurs, a sans aucun doute des affinités intimes avec celles des Chétopodes. Elle ressemble, pour préciser, à une larve mésotroque de Chétopode avec des soies provisoires (voy. le chapitre suivant). Les observations de de Lacaze-Duthiers tendent à prouver que les lobes de la larve ne sont pas de véritables segments, et il est certain que le mésoblaste ne se segmente pas chez l'embryon comme il devrait le faire, si ces lobes étaient de véritables segments. Si cette opinion est exacte, la larve doit être comparée à une larve de Chétopode non segmentée. Chez la Rhynchonelle, cependant, on trouve chez l'adulte l'indication de deux segments dans les deux paires d'organes segmentaires.

Bien que le Brachiopode à l'état de larve ressemble à une larve mésotroque de Chétopode, il ne paraît pas ressembler aux larves trochosphères décrites jusqu'ici, ou aux larves plus typiques des Chétopodes en ce que la couronne de tentacules qui probablement, comme on l'a vu, dérive de la couronne ciliée représentée dans la fig. 151, est *post-orale* et non *préorale*. Le cercle de tentacules est comme la couronne ciliée de l'Actinotroque (larve du *Phoronis*) parmi les Géphyriens. Bien qu'il y ait, sans aucun doute, une ressemblance frappante entre le disque tentaculaire d'une larve de Brachiopode et le lophophore d'un Bryozoaire, ressemblance qu'ont fait remarquer Lankester, Morse, Brooks, etc., leur homologie est rendue, à mon avis, très douteuse par le fait que le lophophore est préoral chez les Bryozoaires (1) et post-oral chez les Brachiopodes.

L'opinion de Morse que les Brachiopodes sont des Chétopodes tubicoles dégradés ne repose jusqu'ici sur aucun fait embryologique défini. Le développement du cercle tentaculaire aussi bien que son innervation par le ganglion sous-œsophagien nous empêche, comme l'a fait remarquer Gegenbaur, de le comparer aux tentacules des Chétopodes tubicoles.

(325) W. K. Brooks. Development of *Lingula* (*Chesapeake Zoological Laboratory, scientific Results of the Session of* 1878. Baltimore, J. Murphy and Co.).

(326) A. Kowalevsky. Développement des Brachiopodes. Protocole de la première session des sections réunies d'anatomie, de physiologie et d'anatomie comparée à la réunion des naturalistes russes à Kasan, en 1873 (en russe).

(327) H. de Lacaze-Duthiers. Histoire de la Thécidie (*Ann. scien. nat.*, 4e sér., XV. 1861).

(328) Morse. On the Early Stages of *Terebratulina septentrionalis* (*Mem. Boston Soc. Nat. History*, II. 1869; *Ann. and Mag. of Nat. Hist.*, 4e sér., VIII. 1871).

(329) Morse. On the Embryology of *Terebratulina* (*Mem. Boston Soc. Nat. History*, III, 1873).

(330) Morse. On the Systematic Position of the Brachiopoda (*Proceedings of the Boston Soc. of Nat. Hist.*, 1873).

(331) Fritz Müller. Beschreibung einer Brachiopoden Larve (*Müller's Archiv*, 1860).

(1) Chez les Bryozoaires ectoproctes, on pourrait croire que le cercle tentaculaire cilié est post-oral, mais les faits embryologiques rappelés dans le chapitre précédent me paraissent démontrer que cette opinion est insoutenable.

CHAPITRE XII

CHÉTOPODES (1)

Formation des feuillets germinatifs.

La plupart des Chétopodes pondent leurs œufs avant le développement ; les Oligochètes les pondent dans des cocons ou sacs formés par une sécrétion du tégument. Quelques Polychètes marines les portent avec elles pendant le développement : l'*Autolytus cornutus* possède à la face ventrale un sac spécial dans lequel ils éclosent ; chez le *Spirorbis Pagenstecheri*, ils se développent dans l'intérieur du tentacule operculaire, et chez le *Spirorbis spirillum* dans le tube du parent.

Un petit nombre de formes (*Eunice sanguinea*, *Syllis vivipara*, *Nereis diversicolor*) sont vivipares.

Le type de développement le plus primitif observé jusqu'ici chez les Chétopodes est peut-être celui de la Serpule (Stossich. n° 357) (2). Une segmentation régulière aboutit à la formation d'une blastophère avec une cavité de segmentation centrale. Une invagination du type normal se produit ensuite. Le blastopore se rétrécit bientôt pour devenir l'anus permanent, tandis que l'hypoblaste invaginé forme une faible saillie à lumière imparfaitement développée qui *est loin de remplir la cavité de segmentation* (fig. 153, A). L'embryon qui, pendant ce temps, s'est entièrement revêtu de cils vibratiles, prend alors plus ou moins la forme d'un cône, au sommet duquel est l'anus, et dont la base forme le rudiment d'un grand lobe préoral. Le sac digestif s'étend en avant, puis se recourbe sur lui-même presque à angle droit et rencontre une invagination stomodæale de la face ventrale à quelque distance de l'extrémité antérieure.

Le tube digestif se différencie bientôt en trois régions, l'œsophage, l'estomac et l'intestin; avec ces transformations, la larve qui, pendant qu'elles s'effectuaient, est sortie de l'œuf, revêt les caractères d'une

(1) I. Achètes (*Polygordius*).
II. Polychètes. { Sédentaires. / Errantes.
III. Oligochètes.

(2) Les observations de Stossich ne sont pas partout satisfaisantes.

larve typique d'Annélide (fig. 153 B). En avant est un grand lobe préoral, sur les côtés duquel apparaissent bientôt les taches oculiformes.

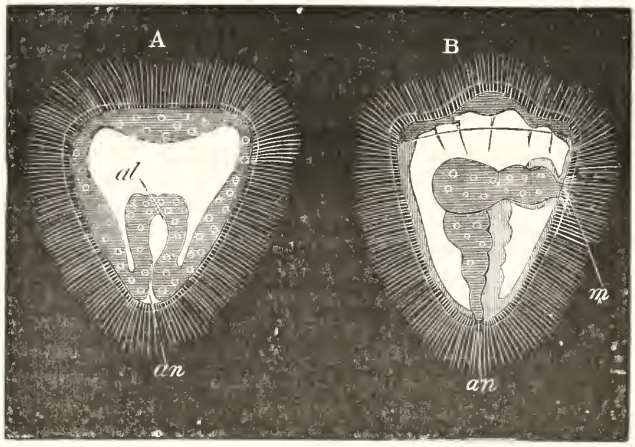


Fig. 153. — Deux stades du développement de la Serpule (d'après Stossich) (*).

La cavité de segmentation primitive persiste comme un large espace situé entre le tube digestif recourbé et la paroi du corps et est traversée par des fibres musculaires reliant ces deux parties. Le chorion originel paraît servir de cuticule et est traversé par les cils.

Les transformations ultérieures de cette forme larvaire ne présentent pas de caractères d'une importance générale. Une vésicule particulière qui, dans des cas anormaux, est double se forme près de l'anus. S'il était démontré qu'elle est largement répandue chez les Chétopodes, on pourrait peut-être la regarder comme homologue aux vésicules anales des Géphyriens.

La Serpule est l'un des rares Chétopodes actuellement connus, chez lesquels la segmentation est entièrement régulière (1). Dans les autres formes, elle est plus ou moins inégale. La formation des feuillets a été beaucoup plus complètement étudiée chez les Oligochètes que chez les Polychètes, et quoique, malheureusement, le développement soit très abrégé dans le premier groupe, il doit cependant nous servir de type ; et à moins que le contraire ne soit indiqué, les descriptions qui suivent s'appliquent aux Oligochètes. La segmentation est presque régulière chez le *Lumbricus agricola* (Kowalevsky) et aboutit à la formation d'une blastosphère aplatie, dont un des côtés est hypoblastique et l'autre épi-

(1) Suivant Willemœs-Suhm, le *Terebellides strœmii* est aussi caractérisé par une segmentation régulière.

(*) *m*, Bouche. — *an*, anus. — *al*, archentéron.

blastique, les cellules hypoblastiques se distinguant facilement des cellules épiblastiques par leur aspect plus clair. Il s'effectue une invagination par laquelle l'hypoblaste est enveloppé par l'épiblaste, et il se forme une gastrula à deux feuillets à peu près cylindrique. L'orifice de cette gastrula s'étend d'abord sur tout ce qui deviendra la surface ventrale du futur Ver, mais se rétrécit peu à peu en un pore, la bouche permanente, situé près de l'extrémité antérieure. La cavité centrale de la gastrula est tapissée par des cellules hypoblastiques, mais l'orifice oral qui conduit par un passage étroit dans la cavité gastrique est tapissé par des cellules épiblastiques.

La segmentation du *Lumbricus trapezoïdes* (Kleinenberg, n° 341) et du *Criodrilus* (Hatschek, n° 339) est plus inégale et plus irrégulière que celle du *Lumbricus agricola* et le mode d'invagination est intermédiaire entre l'épibolie et l'embolie.

La segmentation du *Lumbricus trapezoïdes* est particulièrement remarquable. Elle est étrangement irrégulière et à un moment la cavité de segmentation communique par un pore avec l'extérieur. Avant que le stade gastrula ne soit complètement atteint, l'œuf se divise partiellement en deux moitiés dont chacune donne naissance à un embryon complet. Les deux embryons sont d'abord rattachés par un cordon épiblastique qui unit leurs cous (fig. 153 A), mais ce cordon se rompt de très bonne heure et les deux embryons deviennent alors entièrement indépendants. Quelques-unes des particularités de la segmentation peuvent, sans aucun doute, trouver leur explication dans cet étrange fractionnement embryonnaire.

L'orifice de la gastrula chez le *Lumbricus trapezoïdes* et le *Criodrilus* est situé à la face ventrale et se rétrécit pour former la bouche, ou peut être (*Criodrilus*) se ferme au point où sera plus tard la bouche. Chez le *Lumbricus trapezoïdes*, l'orifice oral est d'abord tapissé par l'hypoblaste, et chez le *Criodrilus* est limité en avant par trois grosses cellules épiblastiques particulières que Hatschek croit jouer un rôle dans l'absorption du liquide albumineux dans lequel les œufs sont suspendus. Ces grosses cellules finissent par être recouvertes par les cellules épiblastiques normales et plus tard disparaissent. Dans ces deux types, les cellules hypoblastiques subissent pendant leur invagination des modifications en rapport avec leur fonction nutritive.

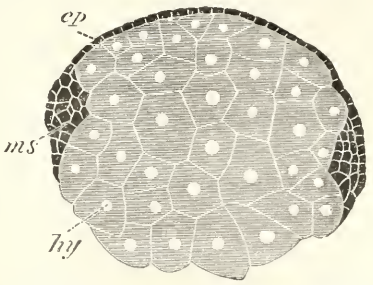


Fig. 151. — Coupe transversale de l'œuf de l'*Euaxes* à un stade avancé du développement (d'après Kowalevsky) (*).

Chez l'*Euaxes* (Kowalevsky) la segmentation est beaucoup plus inégale que dans les autres types; il se produit une invagination épibolique typique (fig. 154) et le blastopore se ferme complètement sur la face ventrale.

(*) *ep*, épiblaste. — *ms*, bande mésoblastique. — *hy*, hypoblaste

Dans tous les types d'Oligochètes, à l'exception de l'*Euaxes*, où le blastopore se ferme complètement, le blastopore devient la bouche ou coïncide avec elle. Chez la Serpule, il est décrit (Stossich), comme nous l'avons vu, comme coïncidant avec l'anus, particularité confirmée par les descriptions semblables de Willemœs-Suhm (n° 358). Il est nécessaire, ou de supposer une erreur de la part de Stossich ou d'admettre que l'on a chez les Chétopodes un cas comme celui des Gastéropodes dans lequel un blastopore en forme de fente, s'étendant tout le long de la surface ventrale, peut se réduire à un pore situé, dans quelques formes, à l'extrémité orale, et dans d'autres formes à l'extrémité anale.

Jusqu'ici, nous n'avons parlé que de deux des feuillets germinatifs, l'épiblaste et l'hypoblaste. Avant que l'invagination de l'hypoblaste ne soit achevée, le mésoblaste fait son apparition sous la forme de deux bandes ou traînées s'étendant longitudinalement sur toute la longueur de l'embryon. On les appelle d'ordinaire traînées germinatives (germinal streaks), mais pour éviter l'ambiguité de ce terme, elles seront désignées sous le nom de *bandes mésoblastiques*.

Leur origine et leur développement ont été très complètement étudiés par Kleinenberg (n° 341), chez le *Lumbricus trapezoïdes*. Elles apparaissent dans cette espèce un peu avant le stade gastrula, sous la forme de deux grosses cellules situées à la surface du blastoderme et que l'on peut appeler les *initiales du mésoblaste*. Ces cellules sont situées une de chaque côté de la ligne médiane à l'extrémité postérieure de l'embryon. Elles s'enfoncent bientôt et sont recouvertes par l'épiblaste (fig. 155, A, *m*), pendant qu'il apparaît sur leur côté interne et antérieur une rangée de petites cellules (*ms*). Ces rangées de cellules forment le commencement des bandes mésoblastiques, et dans les stades suivants, elles s'étendent de chaque côté du corps (fig. 155 B, *ms*) jusqu'à atteindre les côtés de la bouche. Leur extension en avant se fait surtout aux dépens des cellules épiblastiques susjacentes, mais les deux initiales du mésoblaste situées à leur extrémité y prennent probablement part également. Chaque bande mésoblastique est à l'origine formée d'une seule rangée de cellules, mais bientôt devient plus épaisse d'abord en avant et comprend deux, trois ou un plus grand nombre de rangées cellulaires. De ces faits il résulte que les bandes mésoblastiques ont, chez le *Lumbricus trapezoïdes* au moins, dans une large mesure, une origine épiblastique.

D'abord, les deux bandes mésoblastiques se terminent en avant sur les côtés de la bouche, mais plus tard leurs extrémités antérieures s'étendent du côté dorsal aux dépens des cellules épiblastiques voisines et se rejoignent au-dessus de la bouche, formant ainsi une commissure mésoblastique dorsale.

Les bandes mésoblastiques se portent bientôt de la position latérale qu'elles occupaient d'abord vers la face ventrale. Elles ne se rejoignent

cependant pas sur la face ventrale pendant quelque temps, mais for-

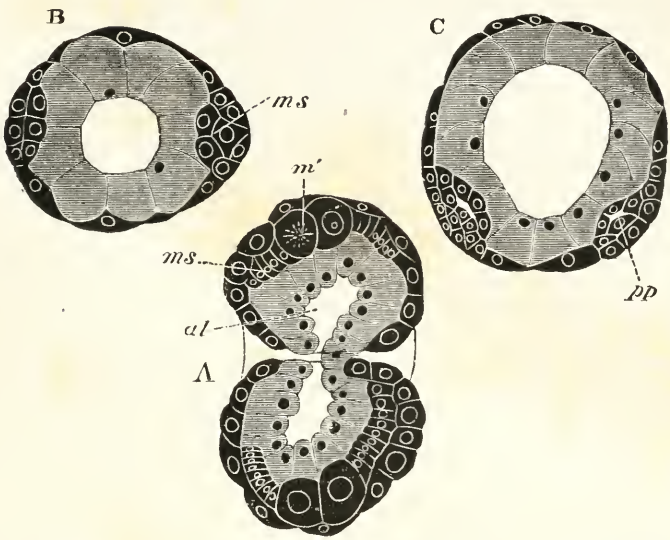


Fig. 155. — Trois coupes de l'œuf du *Lumbricus trapezoïdes* en voie de développement (d'après Kleinenberg) (*).

ment deux bandes, une de chaque côté de la ligne médiane ventrale (fig. 155 C).

Les descriptions données d'ordinaire de l'origine et du développement des bandes mésoblastiques diffèrent un peu de celle qui précède. Pour Kowalevsky (n° 342) et Hatschek (n° 339) elles s'accroissent chez le *Lumbricus rubellus* et le *Criodrilus* uniquement aux dépens des initiales du mésoblaste. Kowalevsky, en outre, admet que chez le *L. rubellus*, les initiales du mésoblaste originelles dérivent de l'hypoblaste. Dans quelques formes comme le *Lumbricus agricola*, les initiales du mésoblaste n'existent pas.

Chez l'*Euaxes*, l'origine des bandes mésoblastiques présente un certain intérêt en ce qu'elle montre les relations des bandes mésoblastiques des Chétopodes avec le mésoblaste des autres formes. Pour rendre intelligible l'origine du mésoblaste dans cette forme, il est nécessaire de dire quelques mots sur la segmentation.

Par un processus de segmentation un peu anormal, l'œuf se divise en quatre sphères dont l'une est plus grosse que les autres et occupe une position correspondant à la future extrémité postérieure de l'embryon. Les trois plus petites sphères donnent naissance *de leur côté dorsal*, par une sorte de bourgeonnement, à de petites cellules qui deviennent l'épiblaste ; et l'épi-

(*) A, coupe horizontale et longitudinale d'un embryon au moment où il se divise en deux embryons au stade gastrula. Elle montre les initiales du mésoblaste et les bandes mésoblastiques qui en procèdent. — B, coupe transversale montrant les deux bandes mésoblastiques largement séparées. — C, coupe transversale à un stade plus avancé montrant les bandes mésoblastiques qui se sont rapprochées de la ligne médiane ventrale et se creusent d'une cavité générale (*pp*). — *ms*, bande mésoblastique. — *m'*, mésoblaste. — *al*, archentéron. — *pp*. cavité générale.

blaste dérive aussi en partie de la grosse cellule postérieure en ce que cette cellule produit par bourgeonnement une petite cellule qui se divise elle-même en deux. L'antérieure des deux cellules ainsi formées continue à se subdiviser et est incorporée dans l'épiblaste ; la postérieure se divise seulement en deux *qui forment les deux initiales du mésoblaste.* Le reste du mésoblaste est formé par la continuation de la division des trois plus petites des grosses cellules primitives et forme d'abord une couche continue entre la calotte dorsale d'épiblaste et les quatre plus grosses cellules qui, après avoir donné naissance à l'épiblaste et au mésoblaste, constituent l'hypoblaste. Comme l'épiblaste s'étend au-dessus de l'hypoblaste, la lame mésoblastique disparaît dans la région médiane et le mésoblaste reste comme un bourrelet cellulaire au bord de la coupe épiblastique. Il constitue en réalité un épaississement des lèvres du blastopore. En arrière, l'épaississement est complété par les deux initiales du mésoblaste. La figure 154 montre l'apparence du mésoblaste sur une coupe. Pendant que l'épiblaste accompagné par le mésoblaste continue à s'étendre autour de l'hypoblaste, le blastopore prend une forme ovale et le mésoblaste revêt l'apparence de deux bandes formant les côtés de l'ovale. L'épiblaste s'étend sur l'hypoblaste plus rapidement que le mésoblaste, de sorte que quand le blastopore se ferme à la face ventrale, les bandes mésoblastiques sont encore à une certaine distance sur les côtés de la région ventrale.

Chez l'*Euaxes*, le mésoblaste apparaît d'une manière très semblable à celle de quelques Gastéropodes comme la *Nassa* (voy. p. 216) et de certains Vers comme la Bonellie, etc. Comme on l'a vu dans le chapitre des Mollusques, l'origine du mésoblaste chez le Planorbe (p. 210) est très semblable à celle du même feuillet chez le Lombric.

Hatschek a montré que chez le *Polygordius* le mode d'origine du mésoblaste est fondamentalement le même que chez les Oligochètes.

Outre le mésoblaste qui dérive des bandes mésoblastiques il existe d'autres formations mésoblastiques chez les larves d'un grand nombre de Polychètes sous la forme de fibres musculaires qui traversent l'espace intermédiaire à la paroi du corps et à la paroi de la cavité entérique avant la formation de la cavité générale permanente. Ces fibres ont déjà été décrites chez l'embryon de Serpule et sont probablement représentées par des cellules étoilées dans la région céphalique (lobe préoral) des Oligochètes. Ces cellules sont probablement de la même nature que les cellules amœboïdes des larves des Échinodermes, de quelques Mollusques et d'autres types.

La forme larvaire.

On ne rencontre pas de véritables formes larvaires chez les Oligochètes où le développement est abrégé. Elles existent cependant dans la majorité des Polychètes marines.

Elles présentent une grande diversité de caractères due à la différence de disposition des bandes ciliées. On peut faire dériver d'une manière plus ou moins satisfaisante la plupart de ces formes d'une forme larvaire telle que celle de la Serpule (fig. 153 B) ou du *Polygordius* (fig. 156) ; et le retour constant de cette forme chez les Chéto-

podes, joint au fait qu'elle présente de nombreux points de ressemblance avec les formes larvaires d'un grand nombre de Rotifères, de Mollusques et de Géphyriens, semble montrer que c'est une forme primitive ancestrale commune à tous ces groupes.

Les caractères importants de cette forme larvaire sont : 1° la division du corps en un grand lobe préoral et une région postorale relativement petite, contenant la plus grande partie du tube digestif, et 2° la présence d'un tube digestif recourbé, divisé en stomodæum (œsophage), estomac et intestin, et ouvert par une bouche située à la face ventrale, et un anus près de l'extrémité postérieure du corps. On peut y ajouter la présence fréquente d'un ganglion au sommet du lobe préoral et d'une grande cavité entre la paroi intestinale et la peau, reste de la cavité de segmentation ; cette cavité est d'ordinaire traversée par des tractus musculaires dont l'un, réunissant le sommet du lobe préoral et l'estomac ou l'œsophage, est très communément présent (fig. 156).

La disposition des bandes ciliées présente des variations considérables, bien que dans quelques cas elle soit constante dans de vastes groupes. Chez les Chétopodes, il existe une bande ciliée préorale largement répandue qui occupe la même position que la couronne qui se rencontre constamment chez les larves de Mollusques, de Rotifères, etc. Dans un grand nombre de ces formes, la bande est en réalité double, l'orifice de la bouche étant placé entre les deux couronnes qui la constituent (fig. 156). La meilleure introduction à l'étude des formes larvaires des Chétopodes sera l'histoire des transformations d'une forme typique dans son passage à l'état d'adulte.

Dans ce but on ne peut choisir de meilleur exemple que l'intéressante larve du *Polygordius* (Agassiz, n° 332; Schneider, n° 352; et Hatschek, n° 339), découverte pour la première fois par Loven qui la crut être la larve d'un Chétopode ordinaire. Sa véritable nature a été reconnue par Schneider.

A un stade très jeune, la larve a la forme d'une sphère aplatie (fig. 156) avec une légère saillie conique à l'extrémité postérieure.

A l'équateur sont situées deux bandes ciliées parallèles (1) entre lesquelles est placée la bouche du côté ventral (*m*). La bande ciliée la plus apparente est constituée par une double rangée de cils et est située en avant de la bouche. La bande plus étroite postérieure à la bouche semble faire défaut dans l'espèce américaine.

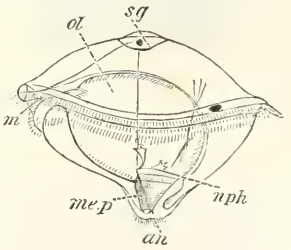


Fig. 156. — Larve de *Polygordius* (d'après Hatschek) (*).

(1) Ces deux couronnes ne sont d'abord pas entièrement fermées du côté dorsal

(*) *m*, bouche. — *sg*, ganglion sus-œsophagien. — *nph*, néphridie. — *me, p*, bande mésoblastique. — *an*, anus. — *ol*, estomac.

La bouche conduit dans un œsophage et celui-ci dans un estomac globuleux (*ol*) qui est en continuité avec un rectum terminé par un anus (*an*) placé à l'extrémité de la saillie conique postérieure. Le tube digestif entier est cilié. Dans la larve de la forme américaine, il y a autour de l'anus un anneau qui ne se développe que plus tard dans la forme observée par Hatschek.

La position des bandes ciliées et le tube digestif nous permettent de diviser l'embryon en trois régions : une région préorale limitée par la bande ciliée antérieure, une région gastrique dans laquelle est situé l'estomac embryonnaire, et une région abdominale formée par la portion postérieure conique qui, par son allongement subséquent, donne naissance à toute la portion segmentée du futur *Polygordius*.

A l'extrémité antérieure du lobe préoral est situé le ganglion sus-œsophagien (*sg*) formé de bonne heure (remarqué pour la première fois par Agassiz), et en connexion avec lui une paire d'yeux et un système de nerfs ramifiés. Le ganglion est indiqué extérieurement par une couronne de cils.

L'épiderme larvaire porte une cuticule délicate et est séparé par un intervalle considérable des parois du tube digestif. L'espace intermédiaire représente une cavité générale provisoire qui est plus tard remplacée par la cavité générale permanente formée entre les deux lames du mésoblaste. On ne sait

Fig. 157.

Fig. 158.

Fig. 159.

Fig. 157 à 159. — Larves de *Polygordius* (d'après Al. Agassiz).

quand le remplacement a lieu dans la tête ; ce phénomène s'effectue probablement de très bonne heure. Le mésoblaste existe sous la forme habituelle de deux bandes (*me*, *p*) (traînées germinatives) qui en avant se continuent en deux bandes musculaires qui se portent au travers de la cavité générale embryonnaire jusqu'à l'extrémité antérieure du lobe préoral. Une autre paire de bandes contractiles se porte de la même région du lobe préoral à l'œsophage.

Il n'y a pas de trace de la chaîne nerveuse ventrale. L'organe le plus remarquable de la larve est un organe excréteur pair (*nph*) découvert par Hatschek.

(Hatschek) et rappellent la première condition des larves des Échinodermes avec un champ cilié pré-oral et un champ post-oral.

C'est un canal cilié communiquant avec la cavité générale d'abord par un, puis par plusieurs orifices en entonnoir et présentant à l'extérieur un orifice

Fig. 160. — Larve de *Polygordius* (d'après Al. Agassiz).

situé en arrière. Il est situé immédiatement en avant de la bande latérale du mésoblaste et est parallèle à la bande contractile qui en part et dorsal par rapport à elle. Il occupe par conséquent une position antérieure à la région segmentée du *Polygordius* adulte.

Fig. 161. — Larve de *Polygordius* (d'après Al. Agassiz).

Les transformations par lesquelles cette singulière forme larvaire passe à l'état adulte se comprendront facilement en examinant les figures 157 à 162. Elles consistent essentiellement dans l'allongement de ce qui a été appelé la région abdominale du corps et l'apparition d'une segmentation dans le mésoblaste, les segments se formant d'avant en arrière et chaque nouveau segment s'intercalant entre l'extrémité anale du corps et le dernier segment.

A mesure que la portion postérieure du corps s'allonge l'estomac s'étend dans son intérieur et donne naissance au mésentéron de l'adulte (fig. 157-159). Pendant longtemps la portion antérieure sphérique et dilatée de la larve reste très grande et consiste en un lobe préoral et une section post-orale. Les deux réunies peuvent être regardées comme constituant la tête.

A un stade relativement tardif, une paire de tentacules naît de l'extrémité

Fig. 162. — Larve de *Polygordius* (d'après Al. Agassiz).

antérieure du lobe préoral (fig. 160) et enfin la tête devient relativement réduite comparativement au corps et donne naissance à la tête simple du

Ver complètement développé (fig. 162). Les deux bandes ciliées disparaissent, la postérieure, la première. La bande ciliée de l'extrémité postérieure du corps s'atrophie également, et immédiatement en avant d'elle se développe la couronne de protubérances en forme de verrues qui sert à l'adulte à se fixer.

Sur les côtés de la tête se forme une paire de fossettes ciliées rencontrées également par Hatschek chez l'embryon du *Criodrilus* et caractéristiques d'un grand nombre de larves de Chétopodes, mais persistant à l'état adulte chez les *Polygordius*, les *Saccocirrus*, les *Polyophthalmus*, etc. Ce sont peut-être les mêmes organes que les fossettes ciliées des Némertiens.

Pendant les transformations externes qui viennent d'être décrites, par lesquelles le *Polygordius* atteint la forme adulte, une série de transformations internes ont également lieu, qui sont pour la plupart les mêmes que chez les autres Chétopodes et n'exigent pas une description détaillée. Les systèmes nerveux (1) et musculaire se développent exactement de la manière normale. La division du mésoblaste en somites n'est pas indiquée extérieurement. Les organes les plus dignes de remarque sont les organes excréteurs.

Les points essentiels du développement du *Polygordius* qui vient d'être décrit sont : 1° l'allongement graduel et la segmentation correspondante de la partie post-céphalique du corps; 2° la réduction relative du lobe préoral et la conversion de ce lobe réuni à la région orale en la tête, et 3° l'atrophie des bandes ciliées. La transformation de la larve en adulte se fait en réalité par l'intercalation d'une région segmentée entre une grande portion du corps primitif portant la bouche et une petite portion portant l'anus (2).

Fig. 163. — Larve de *Phyllodoce* (d'après Al. Agassiz).

Le mode général de développement des larves de Chétopodes ne diffère de celui qui vient d'être décrit que dans des détails qui sont cependant sans doute souvent d'une grande importance. L'histoire des larves peut être traitée sous trois chefs : 1° la forme de la larve non segmentée primitive, 2° la disposition des cils sur la larve non segmentée et sur la larve aux stades plus avancés; et 3° les caractères de la métamorphose et le développement des organes externes permanents.

Des larves semblables à celle du *Polygordius*, avec un lobe préoral très développé, sont largement répandues chez les Annélides.

Une forme presque identique est celle du *Nephtys scolopendroides* (Claparède et Metschnikoff, n° 336) ; celle du *Phyllodoce* (fig. 163) est aussi très semblable et celle du *Saccocirrus* (Metschnikoff et Claparède, n° 336, pl. XIII,

(1) La structure de la chaîne ventrale de l'adulte demande de nouvelles recherches.

(2) Pour l'opinion de Semper sur l'intercalation des segments dans la région céphalique, voy. la note de la page 313.

fig. 1), forme très primitive alliée de très près au *Polygordius*, appartient évidemment au même type. Un grand nombre d'autres formes larvaires telles que celle du *Spio fuliginosus* (Metschnikoff et Claparède, n° 336), de la *Terebella*, de la *Nerine*, etc., se rapprochent aussi de très près de cette forme.

D'autres formes semblables en réalité paraissent très différentes à première vue, mais cela est surtout dû au fait que leur lobe préoral n'atteint jamais un développement considérable. Sa petitesse, bien que n'ayant évidemment aucune signification morphologique importante, détermine une apparence très différente de la larve.

Un bon exemple de forme larvaire à lobe préoral petit est fourni par la *Capitella* qui est figurée par Claparède et Metschnikoff (n° 336, pl. XVII, fig. 2). Le développement imparfait du lobe préoral est aussi en général caractéristique des Oligochètes. La persistance d'un lobe préoral relativement grand pendant aussi longtemps que chez le *Polygordius* est très rare.

La disposition des cils dans les larves de Chétopodes a servi à en établir une classification. Bien qu'une telle classification n'ait pas de valeur morphologique, les termes qu'elle a fait inventer sont commodes. Les termes employés le plus ordinairement sont ceux d'*atroques, monotroques, télotroques, polytroques, mésotroques*. Les larves polytroques peuvent encore se subdiviser en polytroques proprement dites, *nototroques, gastérotroques* et *amphitroques*.

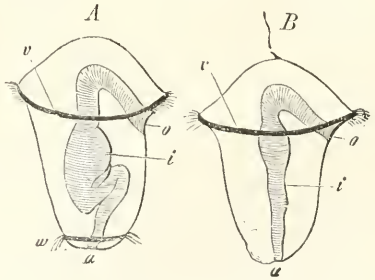


Fig. 164. — Deux larves de *Chétopodes* (emprunté à Gegenbaur) (*).

Les larves atroques renferment des formes (fig. 153) dans lesquelles la larve porte d'abord un revêtement uniforme de cils qui, bien que pouvant disparaître plus tard en certains points, ne se réduit pas à une série de bandes définies.

Les larves monotroques ou céphalotroques sont des larves chez lesquelles il ne se développe qu'une couronne ciliée préorale simple (fig. 164, B).

Chez les larves télotroques il existe une couronne préorale, et une couronne post-orale, c'est-à-dire périanale (fig. 164, A), la dernière a quelquefois la forme d'une houppe périanale.

Les larves polytroques sont des larves segmentées présentant sur leurs segments des couronnes ciliées complètes ou incomplètes, d'ordinaire une seule couronne par segment entre les deux couronnes télotroques caractéristiques. Lorsque ces couronnes sont complètes, les

(*) *o*, bouche. — *i*, intestin. — *a*, anus. — *v*, bande ciliée prê-orale. — *w*, bande ciliée péri-anale.

larves sont polytroques proprement dites, lorsque ce sont seulement des demi-couronnes elles sont ou nototroques ou gastérotroques. Quelquefois il y a des demi-couronnes dorsales et ventrales qui ne se correspondent pas, les formes qui présentent cette disposition sont dites amphitroques.

Chez les larves mésotroques, il existe une ou deux couronnes au milieu du corps et les couronnes télotroques caractéristiques font défaut.

Les larves ne continuent pas ordinairement à appartenir au même groupe à tous les âges. Une larve peut commencer par être monotroque, puis devenir télotroque et de là passer à une forme polytroque, etc.

Les formes atroques doivent être regardées comme des larves qui ne dépassent jamais le stade primitif de ciliation uniforme qui, dans d'autres cas, peut précéder celui où les cils forment des couronnes définies. Elles perdent d'ordinaire leurs cils de bonne heure, comme dans les cas de la Serpule et des autres larves décrites plus loin.

Les larves atroques ne sont pas communes. L'histoire suivante d'une larve (probablement du *Lumbriconereis*) d'après Claparède et Metschnikoff (n° 336) servira d'exemple de leur histoire générale.

Dans le premier stade observé, la larve a une forme sphérique, le lobe préoral n'étant pas bien distinct. Dans l'intérieur est une cavité digestive globuleuse. Les cils forment une large bande centrale laissant libre un espace étroit au sommet du lobe préoral et aussi un espace circumanal. Au sommet du lobe préoral est placé un paquet de longs cils, un paquet de cils marque également l'aire anale.

Comme l'âge de la larve augmente, elle s'allonge et le paquet de cils antérieur est résorbé. Le canal digestif se divise en pharynx et intestin. Le premier s'ouvre (?) par la bouche au milieu de la bande ciliée centrale, le dernier dans le paquet de cils anal. Des soies indiquant la segmentation se forment successivement dans l'aire annulaire non ciliée postérieure. Les cils disparaissent après la formation de deux segments.

Chez le Lombric dont l'embryon devrait peut-être se ranger parmi les larves atroques, les cils (Kleinenberg) revêtent l'épiblaste sur un espace ventral intermédiaire aux deux cordons mésoblastiques et se continuent en avant pour former un cercle autour de la bouche.

Les larves monotroques possèdent seulement l'importante couronne ciliée préorale mentionnée plus haut. Dans le plus grand nombre des cas, ce sont des formes transitoires destinées à devenir bientôt télotroques, et dans ces cas elles ont d'ordinaire une forme plus ou moins sphérique divisée en deux moitiés presque égales par une couronne ciliée. Dans des cas rares (*Polynoe*, *Dasychone*, etc.), les caractères monotroques ne disparaissent pas jusqu'à la chute des cils de la larve.

Les formes télotroques (dont les figures 158, 164, etc., montrent des

exemples) peuvent commencer par être monotroques, ou avoir dès l'origine le caractère télotroque, ou bien dériver de formes atroques. Le dernier mode d'origine est probablement le mode ancestral.

Leur mode de développement trouve un bon exemple chez la *Terebella nebulosa* (Milne-Edwards, n° 347). L'embryon est d'abord une masse ciliée presque sphérique. Une extrémité s'allonge un peu, perd ses cils, acquiert du côté dorsal deux taches oculiformes, et constitue un lobe préoral (fig. 165, 1). L'allongement continue à l'extrémité opposée, et près de cette extrémité se forme un espace étroit dépourvu de cils (fig. 165, 2). La larve a alors les mêmes caractères que la larve atroque d'Eunicide décrite plus haut. Elle consiste en un lobe préoral non cilié, suivi d'une large bande ciliée en arrière de laquelle est un espace annulaire dépourvu de cils, et en arrière encore un paquet de cils péri-anal. L'espace annulaire dépourvu de cils est, comme chez la larve d'Eunicide, la région qui se segmente. Elle s'allonge bientôt et se divise en deux segments; un troisième et un quatrième, etc., segments non ciliés s'interposent successivement immédiatement en avant du paquet péri-anal; et après qu'un certain nombre de segments se sont formés, il apparaît sur quelques-uns des derniers de petits tubercules pourvus de soies isolées (les notopodes) (fig. 165, 3), qui se forment d'avant en arrière comme les segments.

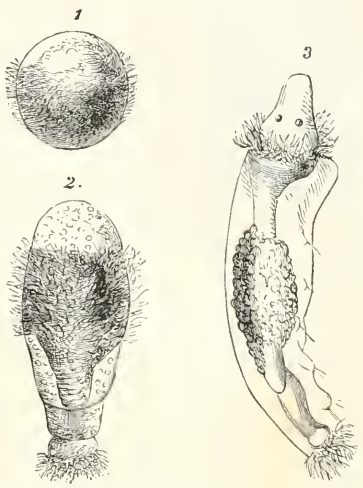


Fig. 165. — Trois stades du développement de la *Terebella nebulosa* (emprunté à O. Schmidt, d'après Milne-Edwards) (*).

La bouche, l'anus et l'intestin deviennent pendant ce temps très visibles. La bouche est située en arrière de la bande ciliée, et l'anus au centre du paquet de cils péri-anal.

La bande ciliée antérieure se resserre alors et ses cils deviennent plus longs. Elle passe inférieurement tout à fait en avant de la bouche et constitue en réalité une couronne préorale bien marquée, tandis que les cils postérieurs constituent une couronne péri-anale également bien marquée. La larve a alors acquis tous les caractères d'une véritable larve télotroque.

Un nombre relativement faible de larves de Chétopodes seulement restent télotroques d'une manière permanente. La *Terebella nebulosa*, déjà citée (mais non la *Terebella conchilega*) en est une. Le *Polygordius*, le *Saccocirrus* et le *Capitella* sont d'autres exemples du même

(*) 1, larve dont le lobe préoral commence à se différencier par l'absence de cils vibratiles. — 2, larve plus âgée commençant à se segmenter. — 3, larve présentant déjà des notopodes avec des soies.

cas, bien que dans la dernière forme toute la surface ventrale devienne ciliée.

La majorité des formes originellement télotroques deviennent polytroques.

Dans la plupart des cas les couronnes ou les demi-couronnes ciliées des formes polytroques sont situées à égale distance une pour chaque segment. Elles sont particulièrement saillantes dans les larves qui nagent à la surface de l'eau et dans des cas rares persistent chez l'adulte. Dans quelques cas (par exemple, *Nerine*, *Spio*), les demi-couronnes ventrales, au lieu d'être disposées par segments, sont distribuées un peu irrégulièrement sur les segments, de sorte qu'il ne semble pas y avoir une correspondance nécessaire entre les couronnes ciliées et les segments. Cela est en outre montré par le fait que les couronnes ciliées ne précèdent pas la véritable segmentation, mais se développent après l'établissement des segments et semblent ainsi plutôt être adaptées d'une manière secondaire aux segments qu'en être la première indication.

Chez la plupart des larves polytroques, les couronnes sont incomplètes de sorte qu'elles rentrent dans les catégories des Nototroques ou des Gastérotroques.

La larve de l'*Odontosyllis* est un exemple des premières et celle du *Magelona* des dernières. Les larves de *Nerine* et de *Spio*, déjà citées comme exemples d'une disposition non segmentaire des demi-couronnes ciliées ventrales sont l'une et l'autre des formes amphitroques.

Comme exemple de forme polytroque à couronnes ciliées complètes, on peut citer l'*Ophryotrocha puerilis*. Cette forme découverte par Claparède et Metschnikoff développe une couronne ciliée complète sur chaque segment et la couronne préorale, bien que d'abord simple se divise plus tard en deux. Cette forme est en outre exceptionnelle en ce que les couronnes ciliées persistent chez l'adulte.

Le peu d'importance du caractère des couronnes chez les formes polytroques est montré par les faits tels que l'absence de ces couronnes chez la *Terebella nebulosa* est la présence de demi-couronnes dorsales chez la *Terebella conchilega*.

Les formes mésotroques sont les plus rares des larves de Chétopodes, et sembleraient être propres aux Chætoptérides.

Leur caractère le plus frappant est la présence d'une ou de deux couronnes ciliées complètes qui forment une ceinture au corps entre la bouche et l'anus. Le corps tout entier est en outre couvert de cils courts. L'anus occupe une situation nettement dorsale, tandis que de son côté ventral se projette en arrière une papille particulière.

L'absence totale des bandes typiques préorale et périanale sé-

pare très nettement les larves mésotroques de tous les types précédents.

Un caractère d'un grand nombre de Chétopodes est la présence d'un paquet de cils ou d'un flagellum unique au sommet du lobe préoral. La présence d'une formation semblable est caractéristique des formes larvaires d'un grand nombre d'autres groupes (Turbellariés, Némertiens, Mollusques, etc.).

Fig. 166. — Larve de *Phyllodoce* vue par la face ventrale (d'après Al. Agassiz).

Le mode de multiplication des segments a été suffisamment étudié dans les paragraphes qui précèdent (1).

En dehors de la formation des segments, la métamorphose larvaire consiste dans l'atrophie des couronnes ciliées provisoires et d'autres organes provisoires et dans la formation des organes de l'adulte.

La grande diversité de nature des appendices des Chétopodes rend impossible de traiter cette partie de l'histoire de leur développement d'une manière systématique.

Le mode de développement des appendices n'est pas constant, de sorte qu'il est difficile de tirer des conclusions sur la forme primitive dont les types existants d'appendices sont dérivés.

Dans un grand nombre de cas les rudiments primitifs des pieds ne montrent pas d'indication d'une division en notopode et neuropode, tandis que dans d'autres cas (*Terebella*, fig. 165, 3 et *Nerine*, fig. 167), le notopode se développe d'abord et plus tard le neuropode d'une manière tout à fait indépendante.

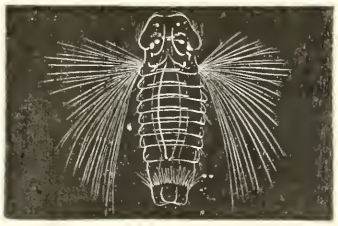


Fig. 167. — Larve de *Nerine* avec soies provisoires (empruntè à Al. Agassiz).

Dans un grand nombre de cas, les soies apparaissent avant qu'il ne se montre aucun autre rudiment des pieds (par exemple, chez le *Lumbriconereis*), tandis que dans d'autres cas le contraire a lieu. Les branchies sont d'ordinaire les dernières parties à se montrer.

(1) Semper (n° 355) a insisté sur ce que certains des segments antérieurs appartenant à ce qu'il appelle la région céphalique par opposition au tronc s'intercalent entre le tronc et la tête. Le fait général fondé sur des observations de bourgeonnement qu'il met en avant ne peut pas être discuté ici. Mais le cas spécial qu'il cite (fondé sur les observations de Milne-Edwards (n° 347) de l'intercalation des segments céphaliques portant les branchies chez la Terébelle me paraît absolument injustifié d'après les descriptions mêmes de Milne-Edwards ; il a été clairement prouvé qu'il n'est pas fondé par les observations soigneuses de Claparède sur la *Terebella conchilega* où les segments en question ont été montrés exister dès l'origine.

Le mode de développement des pieds ne diffère pas seulement considérablement dans les différents types, mais aussi la période où ils se forment. L'apparition des soies peut fournir la première indication extérieure de la segmentation et les rudiments des pieds peuvent n'apparaître qu'après qu'un nombre considérable de segments sont établis d'une manière définie.

Un très grand nombre de larves de Chétopodes sont pourvues de très longues soies provisoires (fig. 167 et 168). Ces soies sont d'ordi-

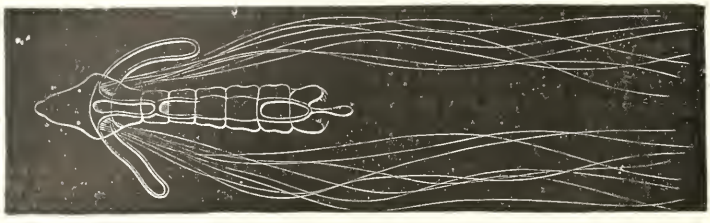


Fig. 168. — Embryon de *Chetopode* avec soies provisoires (emprunté à Agassiz).

naire situées sur les côtés de la partie antérieure du corps, immédiatement en arrière de la tête et aussi quelquefois sur les parties postérieures du corps. Dans quelques cas (fig. 168), elles forment les seuls appendices du tronc. Alexandre Agassiz a fait remarquer que des soies de cette forme quoique ne se rencontrant pas à l'état adulte chez les Chétopodes actuels sont caractéristiques des formes fossiles. Des soies de ce genre se rencontrent chez les larves analogues à celles des Chétopodes de certains Brachiopodes (*Argiope*, fig. 146-151).

On est porté à croire que les longues soies provisoires qui naissent de la région orale sont des appendices sétiformes transmis par les ancêtres non segmentés des Chétopodes actuels. Claparède a divisé les larves des Chétopodes en deux grands groupes, les Métachètes et les Pérennichètes, suivant qu'elles possèdent ou non des soies provisoires.

Pour ce qui est de la tête et de ses appendices, il a déjà été établi que la tête est primitivement formée du lobe préoral et de la région péristomiale.

Les faits embryologiques sont opposés à l'opinion qui considère la région préorale comme représentant un segment, ou composée de segments équivalents à ceux du tronc. La région embryonnaire péristomiale peut, d'un autre côté, être regardée dans certains sens comme le premier segment. Ses relations exactes avec les segments postérieurs sont souvent plus ou moins modifiées chez l'adulte. La région préorale est chez la plupart des larves limitée postérieurement par la couronne ciliaire déjà décrite. Du côté dorsal du lobe préoral, en avant de cette couronne, sont placés les yeux, et il peut porter un nombre variable d'appendices qui forment les antennes ou tentacules céphali-

ques. Le nombre et la position de ces derniers sont très variables. Ils apparaissent comme de simples saillies naissant quelquefois par paires, et d'autres fois alternant sur les deux côtés. Il y a souvent un tentacule médian impair.

Le développement du tentacule médian chez les Térébelles où il existe un grand nombre de tentacules semblables est assez remarquable pour mériter une remarque spéciale (voy. Milne-Edwards, Claparède, etc.). Il apparaît longtemps avant tous les autres tentacules comme un simple prolongement antérieur du lobe préoral contenant une cavité parenchymateuse qui communique librement avec la cavité générale péri-viscérale. Il se délimite bientôt en partie à sa base du lobe procéphalique, mais continue à s'accroître jusqu'à ce que sa longueur égale la moitié de celle du reste du corps. Une figure très caractéristique de la larve à ce stade est donnée par Claparède et Metschnikoff, pl. XVII, fig. E. Le tentacule ressemble d'une manière frappante à la trompe larvaire du *Balanoglossus*, et il n'est pas aisé de se refuser à admettre que ce sont des organes homologues.

Une autre formation céphalique qui mérite d'être notée, est l'appareil branchial des Serpulides.

Chez le *Dasychone* (*Sabella*) l'appareil branchial apparaît (Claparède et Metschnikoff, n° 336) sur le côté dorsal du lobe préoral, immédiatement en avant de la couronne ciliée, comme une paire d'expansions aliformes membraneuses. Chacune d'elles se divise ensuite en deux rayons, puis de nouveaux rayons commencent à se former du côté ventral des deux paires qui existent déjà. Un axe cartilagineux se forme bientôt dans ces rayons et après qu'il est formé de nouveaux rayons naissent irrégulièrement du squelette cartilagineux.

Fig. 169. — Larve de *Spirorbis* (emprunté à Al. Agassiz) (*).

Chez le *Spirorbis spirillum*, comme l'a observé Alex. Agassiz, le tentacule branchial droit (fig. 169, *t*) apparaît le premier, puis le gauche et plus tard le tentacule operculaire impair qui couvre le tentacule droit primitif. Le troisième et le quatrième tentacules se forment successivement sur les deux côtés et se ramifient rapidement aux stades suivants.

Quant aux organes des sens, on peut noter que les yeux, ou au moins les taches pigmentaires céphaliques, sont généralement plus nombreux chez l'embryon que chez l'adulte et qu'ils existent d'ordinaire chez les larves des Sédentaires bien que faisant défaut chez les adultes de ces formes. Les Annélides sédentaires passent ainsi par une stade larvaire où elles ressemblent aux Errantes.

Des vésicules auditives paires d'un caractère provisoire ont été trou-

(*) Le premier tentacule impair (*t*) est représenté sur le côté droit. En arrière de la couronne ciliée pré-orale est le large collier.

vées du côté ventral du corps dans le quatrième segment en arrière de la bouche chez la larve de *Terebella conchilega* (Claparède).

Mitraria. Une forme larvaire particulière de Chétopode désignée sous le nom de *Mitraria* et dont la métamorphose a été décrite pour la première fois par Metschnikoff, mérite une description spéciale.

Cette forme (fig. 170, A) malgré son apparence étrange peut aisément être ramenée au type larvaire normal.

La bouche (*m*) et l'anus (*an*) (fig. 170, A) sont très rapprochés et situés dans

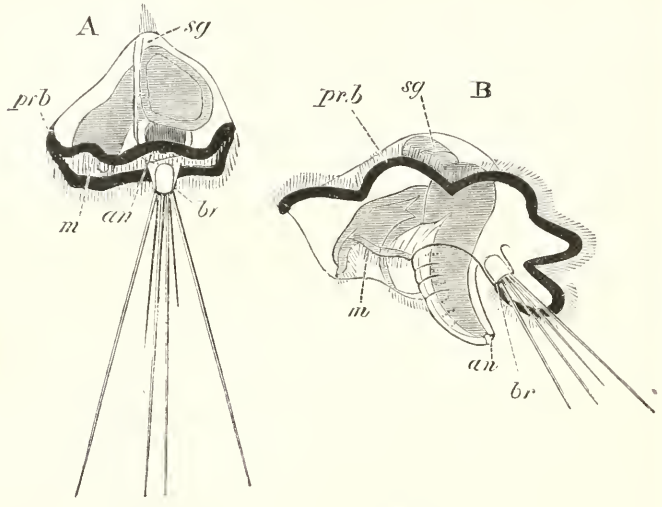


Fig. 170. — Deux stades du développement de la *Mitraria* (d'après Metschnikoff) (*).

un vestibule dont le bord porte une couronne ciliée simple ou lobée. La forme du corps est un peu conique. La cavité du vestibule forme la base du cône et le sommet porte un paquet de cils (*sg*). Une paire de lobes (*br*) portent des soies provisoires. Le tube digestif est formé par les trois parties normales, œsophage, estomac et intestin.

Pour comparer cette larve à une larve de Chétopode ordinaire, il faut supposer que le tube digestif est recourbé d'une manière anormale de sorte que la surface ventrale post-orale est réduite au petit espace situé entre la bouche et l'anus. La bande ciliée qui entoure le vestibule n'est rien autre chose que la bande préorale ordinaire portée par le bord très étendu du large lobe préoral. Le sommet de la larve est l'extrémité antérieure du lobe préoral qui porte le paquet de cils ordinaire. Les deux lobes avec soies provisoires sont en réalité dorsaux et non postérieurs.

L'exactitude de cette interprétation est démontrée d'une manière évidente par la métamorphose.

Le premier changement consiste dans l'involution d'un repli du seg-

(*) *m*, bouche. — *an*, anus. — *sg*, ganglion sus-œsophagien. — *br*, soies provisoires. — *pr.b*, bande ciliée pré-orale.

ment entre la bouche et l'anus, vers l'intestin, qui en même temps s'allonge rapidement et forme l'axe d'une saillie conique qui se segmente et, par conséquent, se montre comme étant le rudiment du tronc (fig. 170, B). Par cette élongation du tronc, le lobe préoral et la couronne ciliée prennent une apparence qui ne diffère pas beaucoup de celle des mêmes organes chez le *Polygordius*. Au sommet cilié du lobe préoral une paire d'épaississement de l'épiblaste donne naissance aux ganglions sus-œsophagiens (*sg.*). Dans la suite de la métamorphose, le lobe préoral et la couronne ciliée se réduisent graduellement et enfin s'atrophient de la manière normale pendant que le tronc s'allonge et acquiert des soies. Les saillies dorsales à soies provisoires persistent quelque temps, mais finissent par disparaître. Le jeune Ver développe alors un tube et prend le caractère d'un Chétopode tubicole normal.

Formation des organes.

Excepté pour un petit nombre d'organes, nos connaissances sur l'organogénie des Chétopodes reposent sur des observations faites sur les Oligochètes.

L'embryon des Oligochètes est de forme plus ou moins sphérique, mais il s'allonge bientôt, et en se segmentant prend un caractère vermiforme distinct. La face ventrale est cependant, pendant un temps considérable, visiblement convexe, relativement à la face dorsale.

La bouche à situation ventrale est entourée par une lèvre bien distincte, et en avant d'elle est situé un petit lobe préoral.

L'épiblaste. — Les cellules épiblastiques, au commencement du stade gastrula, prennent une forme très aplatie et, lorsque l'invagination est achevée, forment un revêtement de cellules plates épaissies seulement dans le voisinage des bandes mésoblastiques (fig. 155, B et C). Chez les Polychètes du moins, les descriptions de plusieurs observateurs sembleraient indiquer que la cuticule dérive du chorion. Il est difficile d'accepter cette conclusion, mais elle demande de nouvelles observations.

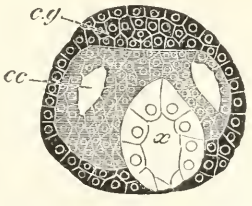


Fig. 171. — Coupe de la tête d'un jeune embryon de *Lumbricus trapezoides* (d'après Kleinenberg) (*).

Système nerveux. — L'organe le plus important qui dérive de l'épiblaste est le système nerveux dont l'origine épiblastique a été d'abord établie par Kowalevsky (n° 342).

Il dérive (1) (Kleinenberg, n° 341) de deux formations tout d'abord entièrement distinctes; le rudiment sus-œsophagien et le rudiment de la chaîne ventrale. Le premier apparaît sous la forme d'un épaississement dorsal impair de l'épiblaste à l'extrémité antérieure de la tête

(1) Pour plus de détails, voy. le chapitre général sur le système nerveux.

(*) *c.g*, ganglion céphalique. — *cc*, portion céphalique de la cavité générale. — *x*, œsophage.

(fig. 171, *c. g*) qui envoie, en bas et en arrière, deux prolongements à la rencontre de la chaîne ventrale. Cette dernière se forme par deux épaississements indépendants de l'épiblaste, un de chaque côté du sillon ventral (fig. 172, *v. g*). Ces épaississements se réunissent bientôt au-dessous du sillon sur la ligne médiane, et après s'être différenciés en ganglions disposés par segments et portions interganglionnaires, se séparent de l'épiblaste. Le ganglion sus-œsophagien et la chaîne ventrale sont l'un et l'autre entourés par le mésoblaste somatique. La réunion des deux parties du système nerveux central a lieu relativement tard.

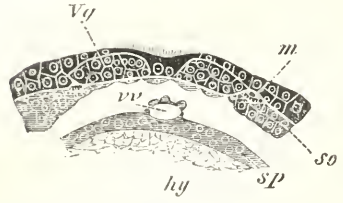


Fig. 172. — Coupe d'une partie de la paroi ventrale du tronc d'un embryon de *Lumbricus trapezoides* (d'après Kleinenberg) (*).

Le mésoblaste. — C'est à Kowalevsky (n° 342) et à Kleinenberg (n° 341) que nous devons surtout nos connaissances sur l'histoire du mésoblaste. Les phénomènes fondamentaux qui se produisent, sont la division du mésoblaste en lames somatique et splanchnique, limitant la cavité générale et la division transversale du mésoblaste du tronc en somites distincts.

Le premier phénomène commence dans la commissure mésoblastique céphalique où il détermine la formation de deux cavités pourvues d'une mince couche somatique et d'une épaisse couche splanchnique (fig. 171, *cc*), et de là s'étend graduellement en arrière dans le tronc (fig. 155, C, *pp*). Dans le tronc cependant, la division en somites précède le clivage du mésoblaste. Le premier phénomène commence lorsque les bandes mésoblastiques forment de larges colonnes entièrement séparées l'une de l'autre, ces colonnes se fragmentent successivement d'avant en arrière en corps de forme à peu près cubique au centre desquels apparaît bientôt une cavité. La cavité de chaque somite est limitée par quatre parois, une externe, la paroi somatique qui est la plus épaisse, une interne, la paroi splanchnique qui est la plus mince et des parois antérieure et postérieure. Les parois antérieure et postérieure adjacentes des somites successifs se réunissent pour former les dissépiments transversaux de l'adulte qui plus tard deviennent très minces et sont perforés sur de nombreux points pour mettre en communication les différents compartiments de la cavité générale. Les somites, bien que d'abord confinés à un espace restreint du côté ventral s'étendent graduellement de façon à rejoindre leurs congénères en haut et en bas et à former des anneaux complets (fig. 172) dont la lame splanchnique (*sp*) se soude à la paroi entérique et la lame somatique

(*) *m*, muscles longitudinaux. — *so*, mésoblaste somatique. — *sp*, mésoblaste splanchnique. — *hy*, hypoblaste. — *Vg*, chaîne nerveuse ventrale. — *vv*, vaisseau ventral.

(*so*) à l'épiblaste. Chez le *Polygordius* et probablement aussi chez le *Saccocirrus* et d'autres formes, les cavités des somites des deux côtés restent indépendantes, et les parois qui les séparent constituent les mésentères dorsal et ventral. Les deux cavités de la commissure céphalique s'unissent du côté dorsal, mais s'ouvrent du côté ventral dans le premier somite du tronc.

Les masses mésoblastiques de la tête ne doivent probablement pas être regardées comme formant une paire de somites équivalents à ceux du tronc, mais comme formant la partie mésoblastique du lobe préoral dont il a été tant parlé dans les pages précédentes. Les observations de Kleinenberg ont cependant une grande importance en ce qu'elles montrent que les cavités céphaliques sont simplement une portion antérieure de la véritable cavité générale.

La lame splanchnique de la cavité céphalique donne naissance à la musculature de l'œsophage.

La lame somatique des somites du tronc devient la musculature de la paroi du corps et la couche péritonéale externe de la cavité générale. La première partie du système musculaire qui se forme d'une manière définie est la bande ventrale des muscles longitudinaux qui apparaît de chaque côté du système nerveux en contact avec l'épiderme (fig. 172, *m*). On n'a pas suivi la formation qui se fait plus tard des muscles circulaires en dehors de ceux-ci.

La lame splanchnique des somites du tronc donne naissance aux parois musculaire et conjonctive du mésentéron et aussi aux parois des troncs vasculaires. Le vaisseau ventral se forme d'abord (Kowalevsky) comme une masse cellulaire pleine qui, plus tard, devient creuse. Le vaisseau dorsal chez le Lombric et le *Criodrilus* est décrit par Kowalevsky et Vejdovsky, comme formé par la coalescence de deux vaisseaux latéraux, particularité qui doit probablement s'expliquer par l'extension tardive du mésoblaste dans la région dorsale.

Il reste encore quelque doute sur le feuillet d'où dérivent les sacs où se développent les soies et les organes segmentaires. Les sacs des soies sont considérés par Kowalevsky (n° 342), comme des invaginations épiblastiques, mais sont décrits par Hatschek (n° 339) comme des produits mésoblastiques. Pour le développement des organes segmentaires, le lecteur est renvoyé au chapitre consacré spécialement à l'appareil excréteur.

Chez les Polychètes marines, les organes génitaux sont sans aucun doute des produits mésoblastiques, puisqu'ils se forment d'ordinaire aux dépens de l'épithélium péritonéal, et spécialement des parties de cet épithélium qui couvrent les troncs vasculaires.

Le tube digestif. — Chez le Lombric, la cavité entérique se forme au stade gastrula. Chez le *Criodrilus*, l'hypoblaste n'a d'abord pas de ca-

vité, mais il ne tarde pas à s'en établir une. Chez l'*Euaxes*, au contraire, où il existe une véritable gastrula épibolique, le mésentéron est d'abord représenté par une masse solide de cellules vitellines, c'est-à-dire hypoblastiques. La résorption des cellules centrales détermine la formation d'une cavité. Le protoplasma des cellules vitellines qui tapissent cette cavité s'unit en une couche polynucléaire continue, contenant par intervalles des masses de vitellus. Ces masses sont peu à peu résorbées et la paroi protoplasmique du mésentéron se résout alors en un épithélium glandulaire cylindrique semblable à celui des autres types.

Chez le Lombric et le *Criodrilus*, le blastopore persiste pour former la bouche ; mais chez l'*Euaxes*, il se forme une nouvelle bouche ou plutôt un stomodæum par une invagination de l'épiblaste entre les extrémités antérieures des deux bandes mésoblastiques (1). Cette invagination de l'épiblaste forme l'œsophage permanent ; et chez le *Lumbricus trapezoïdes* et le *Criodrilus* où l'orifice buccal est d'abord tapissé par l'hypoblaste, l'épiblaste s'infléchit bientôt de façon à revêtir la région œsophagienne. Le mésoblaste splanchnique de la région céphalique enveloppe plus tard l'œsophage, et quelques-unes de ses cellules pénétrant entre les cellules épiblastiques voisines forment une épaisse paroi à cette partie du tube digestif, les cellules épiblastiques originelles étant réduites à une mince membrane. Cette paroi mésoblastique est nettement séparée de la paroi musculaire externe qui est aussi formée de mésoblaste splanchnique.

L'anus est une formation tardive.

Alternances de générations.

Parmi les Chétopodes, un grand nombre de formes montrent le phénomène des générations alternantes qui, de la même manière générale que chez les Cœlentérés, est déterminé secondairement par le bourgeonnement ou la fragmentation.

Le processus de la fragmentation consiste essentiellement dans la division d'une forme parente en deux zooïdes par la formation entre deux vieux anneaux, d'une zone de scission qui se différencie en une zone anale en avant, qui forme la région anale du zooïde antérieur, et en arrière en une zone céphalique qui forme la tête et quelques-uns des segments suivants du zooïde postérieur. La zone anale peut, par accroissement et segmentation successive, donner naissance à un nombre indéfini de nouveaux segments.

Chez le *Protula Dysteri*, comme l'a montré Huxley, il y a une simple

(1) Le blastopore se ferme chez le *Polygordius flavo-capittatus* et le *Saccocirrus papillocercus* (Repiachoff. Zur Entwicklungsgeschichte des *Polygordius flavocapittatus* und *Saccocirrus papillocercus* (*Zoolog. Anzeig* IV, 1881) (*Trad.*).

division en deux de la manière qui vient d'être décrite. La reproduction sexuelle n'a pas lieu en même temps que la reproduction par fractionnement, mais les deux zooïdes produits sont absolument semblables et se reproduisent sexuellement.

Chez les formes d'eau douce *Naïs* et *Chætogaster*, un phénomène plus ou moins semblable a lieu. Par un processus continu d'accroissement des zones anales et la formation de nouvelles zones de scission dès que quatre ou cinq segments sont formés en avant d'une zone anale, il se produit des chaînes complexes de zooïdes adhérents, formés chacun d'un petit nombre de segments. Aussi longtemps que le processus du fractionnement continue, il ne se développe pas de produits sexuels, mais les chaînes finissent par se fragmenter, les individus qui en dérivent cessent de bourgeonner, et après avoir développé un nombre beaucoup plus considérable de segments qu'à l'état asexué, se reproduisent sexuellement. Les formes qui sortent de l'œuf reproduisent de nouveau les phénomènes du bourgeonnement, etc., et le cycle se continue ainsi (1).

Il est jusqu'ici difficile de décrire ces phénomènes comme des cas d'alternances de générations. Le processus est cependant dans certains types plus différencié. Chez le *Syllis* (de Quatrefages) le fractionnement a lieu, la forme parente se divisant en deux individus, dont le postérieur seulement après s'être détaché développe des organes sexuels. Le zooïde antérieur asexué continue à produire par fractionnement de nouveaux zooïdes. Chez la Myrianide également, où il se

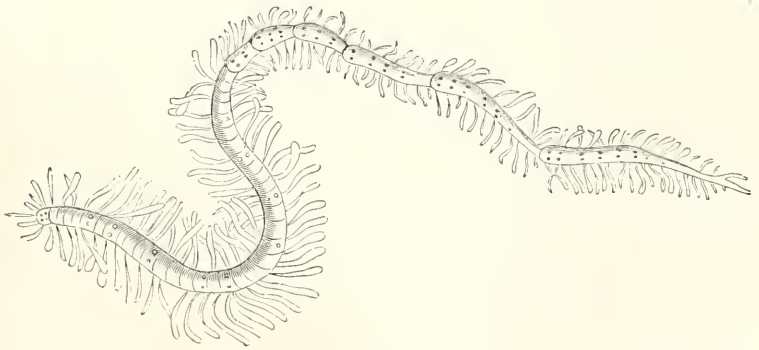


Fig. 173. — Myrianide asexuée portant à sa partie postérieure une série de six individus produits par bourgeonnement (emprunté à O. Schmidt, d'apres Milne-Edwards).

forme une chaîne de zooïdes (fig. 173), les éléments sexuels semblent ne se former que chez les individus produits par bourgeonnement.

Les cas de la *Syllis* et de la *Myrianide* semblent être des exemples

(1) La reproduction par bourgeonnement et la formation des produits sexuels chevauchent jusqu'à un certain point.

authentiques d'alternances de générations, mais un meilleur exemple encore est fourni par l'*Autolytus* (Krohn, n° 343 et Agassiz, n° 333).

Chez l'*Autolytus cornutus*, l'individu parent (fig. 174 A) produit direc-

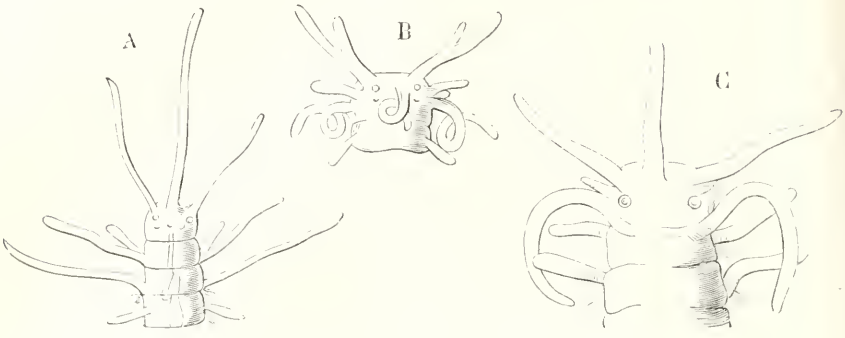


Fig. 174. — *Autolytus cornutus* (*), (emprunté à O. Schmidt, d'après Al. Agassiz).

tement par l'œuf, acquiert environ quarante à quarante-cinq segments, puis se fractionne, la zone de scission étant située à peu près entre le treizième et le quatorzième anneau, et donne naissance à un nouveau zooïde postérieur. Celui-ci, après s'être complètement développé ou en un mâle ou en une femelle, se détache de l'individu parent dont il diffère d'une manière très marquée. Les mâles (B) et les femelles(C) sont en outre très différents les uns des autres. Chez le zooïde femelle, les œufs sont portés dans une sorte de poche où ils subissent leur développement et donnent naissance à des individus parents asexués. Après l'éclosion des jeunes, la femelle meurt. L'individu asexué, après avoir donné naissance par bourgeonnement à un individu sexué, s'allonge de nouveau et produit, par bourgeonnement, un second zooïde. Il ne développe jamais d'organes génitaux.

L'histoire des espèces du genre *Nereis* présente certaines particularités très curieuses qui n'ont pas jusqu'ici été élucidées d'une manière complète.

Comme l'a, le premier, montré Malmgren, les exemplaires asexués de diverses espèces de *Nereis* peuvent acquérir les caractères du genre *Heteronereis*, et atteindre la maturité sexuelle.

La métamorphose de la *Nereis Dumerilii* a été étudiée par Claparède qui est arrivé à certaines conclusions très remarquables. Il a montré que cette espèce présente deux générations sexuées distinctes de la forme *Nereis* et deux générations sexuées distinctes de la forme *Heteronereis*.

Une des formes *Nereis* sexuées, caractérisée par sa petite taille, est dioïque, l'autre, découverte par Metschnikoff, est hermaphrodite.

Des deux formes *Heteronereis* sexuées, dioïques toutes les deux, l'une est

(*) A, tête de l'individu asexué. — B, tête du mâle prêt à se séparer de l'individu asexué. — C, tête de la femelle.

petite, et nage à la surface de la mer, l'autre est plus grande et habite le fond.

Les relations de ces diverses générations n'ont pas été établies ; mais Claparède a établi le passage de grands exemplaires asexués de la forme *Nereis* à la grande forme *Heteronereis*.

(332) Alex. Agassiz. On the young stages of a few Annelids (*Annals Lyceum Nat. Hist. of New York*, VIII. 1866).

(333) Alex. Agassiz. On the embryology of *Autolytus cornutus* and alternations of generations, etc. (*Boston Journal of Nat. History*, VII. 1859-63).

(334) W. Busch. *Beobachtungen ü. Anat. u. Entwick. einiger wirbelloser Seethiere*, 1851.

(335) Ed. Claparède. *Beobachtungen ü. Anat. u. Entwick. wirbelloser Thiere an d. Küste von Normandie*. Leipzig, 1863.

(336) Ed. Claparède u. E. Metschnikoff. Beiträge z. Kenntniss üb. Entwicklungsgeschichte d. Chætopoden (*Zeit. f. wiss. Zool*, XIX. 1869).

(337) E. Grube. *Untersuchungen üb. Entwicklung d. Anneliden*. Königsberg, 1844.

(338) B. Hatschek. Beiträge z. Entwick. u. Morphol. d. Anneliden (*Sitz. d. k. Akad. Wiss. Wien*, LXXIV. 1876.

(339) B. Hatschek. Studien über Entwicklungsgeschichte der Anneliden. (*Arbeiten aus d. zoologischen Institute d. Universität Wien. von C. Claus*, III. 1878.)

(340) Th.-H. Huxley. On hermaphrodite and fissiparous species of tubicolar Annelidæ (*Protula*). (*Edinburgh New Phil. Journal*, I. 1855.)

(341) N. Kleinenberg. The development of the Earthworm *Lumbricus trapezoïdes* (*Quart. J. of Micr. Science*, XIX. 1879.) *Sullo sviluppo del Lumbricus trapezoïdes*. Napoli, 1878.

(342) A. Kowalevsky. Embryologische Studien an Würmern u. Arthropoden (*Mém. Acad. Pétersbourg*, 7e sér., XVI. 1871).

(343) A. Krohn. Ueber die Erscheinungen bei d. Fortpflanzung von *Syllis prolifera* u. *Autolytus prolifer* (*Archiv f. Naturgesch.* 1852).

(344) R. Leuckart. Ueb. d. Jugendzustände ein. Anneliden, etc. (*Archiv f. Naturgesch.* 1855).

(345) S. Lovén. Beobachtungen ü. die Metamorphose von Anneliden (Wiegmann's *Archiv*, 1842).

(346) E. Metschnikoff. Ueber die Metamorphose einiger Seethiere (*Mitraria*) (*Zeit. f. wiss. Zool.*, XXI. 1871).

(347) H. Milne-Edwards. Recherches zoologiques, etc. (*Ann. sc. natur.*, 3e sér. III. 1845).

(348) J. Müller. Ueb. d. Jungendzustände einiger Seethiere. (*Monats. d. k. Akad. Wiss.* Berlin, 1851.)

(349) Max. Müller. Ueber d. weit. Entwick. von *Mesotrocha sexoculata* (*Müller's Archiv*, 1855).

(350) De Quatrefages. Mémoire s. l'embryogénie des Annélides (*Ann. sc. natur.* 3e sér., X. 1848).

(351) M. Sars. Zur Entwicklung d. Anneliden (*Archiv f. Naturgeschichte*, XI. 1845).

(352) A. Schneider. Ueber Bau u. Entwicklung von *Polygordius* (*Müller's Archiv.* 1868).

(353) A. Schneider. Entwicklung u. system. Stell. d. Bryozoen u. Gephyreen (*Mitraria*) (*Archiv f. mikr. Anat.*, V. 1869).

(354) M. Schultze. *Ueb. die Entwicklung von Arenicola piscatorum u. anderer Kiemenwürmer*. Halle, 1856.

(355) C. Semper. Die Verwandschaftbeziehungen d. gegliederten Thiere. (*Arbeiten d. d. zool.-zoot. Instit.* Würzburg, III. 1876-7.)

(356) C. Semper. Beiträge z. Biologie d. Oligochæten (*Arbeiten a. d. zool.-zoot. Instit.* Würzburg, IV. 1877-8).

(357) M. Stossich. Beiträge zur Entwicklung d. Chætopoden (*Sitz. d. k. k. Akad. Wiss. Wien*, LXXVII. 1878).

(358) R. v. Willemoes-Suhm. Biologische Beobachtungen ü. niedrige Meeresthiere (*Zeit. f. wiss. Zool.*, XXI. 1871).

CHAPITRE XIII

DISCOPHORES (HIRUDINÉES) (1)

Les œufs des Discophores entourés chacun d'une membrane délicate, sont enfermés dans une sorte d'étui muqueux, formé par une sécrétion du tégument, qui se durcit en une capsule ou un cocon. Dans chaque cocon il y a un nombre limité d'œufs entourés d'albumine ; les cocons sont fixés aux plantes aquatiques, etc. Chez la *Clepsine*, les embryons quittent le cocon presque aussitôt après s'être dégagés des membranes de l'œuf, mais chez la *Nephelis* ils restent beaucoup plus longtemps dans le cocon (27 à 28 jours après l'éclosion). Les jeunes Clepsines, après leur mise en liberté se fixent à la face ventrale de leur parent.

Nos connaissances sur le développement des Discophores sont très incomplètes ; mais ce que l'on sait suffit pour montrer que leur développement a un très grand nombre de points communs avec celui des Oligochètes et que les Discophores sont par conséquent alliés de très près aux Chétopodes. Chez la Clepsine, il y a une gastrula par épibolie, et des bandes mésoblastiques se forment également comme celles de l'*Euaxes*. Chez la *Nephelis* cependant, la segmentation est très anormale et la formation des feuillets germinatifs ne peut pas facilement se ramener au type de la gastrula par invagination, bien qu'elle soit probablement une modification de ce type. Cette forme présente également des bandes mésoblastiques semblables à celles des Oligochètes.

L'embryologie de la *Clepsine* qui servira de type pour les Sangsues sans mâchoires (Rhynchobdellides) a été récemment étudiée par Whitmann (n° 365), et celle de la *Nephelis* qui servira de type pour les Sangsues à mâchoires (Gnathobdellides) a été étudiée par Bütschli (n° 359). Les premiers phénomènes du développement de l'un et de l'autre types sont imparfaitement connus (2).

(1) I. Rhyncobdellides.
II. Gnathobdellides.
III. Branchiobdellides.

(2) La description de Hoffmann (n° 36) est si différente de celle des autres observateurs que je n'ai pu en faire aucun usage.

Formation des feuillets.

Clepsine. — Il est nécessaire de donner une description complète de la segmentation de la Clepsine, sans quoi la formation des feuillets germinatifs serait inintelligible.

La segmentation commence par la division de l'œuf en deux sphères inégales par un clivage vertical qui va du pôle animal au pôle végétatif. Un second clivage vertical divise le gros segment en deux parties inégales, et le petit en deux parties égales. Trois des quatre segments ainsi produits sont relativement petits, et le quatrième situé à l'extrémité postérieure est gros. Chacun des quatre segments donne ensuite naissance à une petite cellule au pôle animal. Ces petites cellules forment le commencement de l'épiblaste, et d'après Whitman, la bouche sera plus tard située à leur centre. Une telle situation de la bouche au pôle animal est extrêmement peu commune, et les faits énoncés à ce sujet demandent à être confirmés par de nouvelles observations.

Le gros segment postérieur se divise ensuite en deux, dont l'un est dorsal et l'autre, plus gros, ventral. J'appellerai le premier avec Whitman, le neuroblaste, et le dernier l'initiale du mésoblaste (mesoblast). Celui-ci ne tarde pas à se diviser de nouveau. Pendant la formation du neuroblaste et de l'initiale du mésoblaste, l'épiblaste s'enrichit de cellules additionnelles dérivées des trois sphères qui donnent naissance à trois des cellules épiblastiques primitives et que l'on peut maintenant appeler sphères vitellines.

Puis le neuroblaste se divise en dix cellules dont les deux plus petites se fragmentent bientôt en cellules épiblastiques, tandis que les huit autres se disposent en deux groupes, de quatre chacun, situés de chaque côté du bord postérieur de la calotte épiblastique. Les deux initiales du mésoblaste se placent également sur les côtés droit et gauche, immédiatement au-dessous des quatre neuroblastes. Les neuroblastes et les initiales du mésoblaste commencent alors à proliférer à leur bord antérieur et produisent de chaque côté une bande épaisse de cellules au-dessous du bord de la calotte de cellules épiblastiques. Chacune de ces bandes est formée d'une quadruple (1) rangée superficielle de neuroblastes produits par les quatre neuroblastes

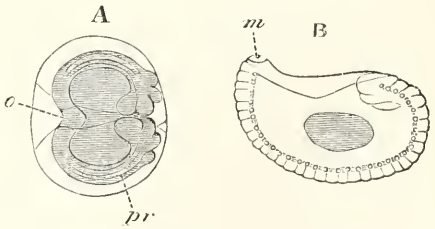


Fig. 175. — Deux vues de la larve de Clepsine (d'après Whitman) (*).

(1) D'après Robin, il est plus ordinaire de ne rencontrer qu'une triple rangée de neuf roblastes primaires.

(*) *o*, extrémité orale. — *m*, bouche. — *pr*, traînée germinative. — A, montre le blastoderme (ombré) avec un bord épaissi formé par les traînées primitives (mésoblastiques) et les quatre « neuroblastes » en arrière. Les sphères vitellines ne sont pas ombrées. — B, représente un embryon dans lequel le blastoderme a enveloppé le vitellus et où la division en segments s'est effectuée. A l'extrémité postérieure on voit les « neuroblastes » formant l'extrémité de la traînée germinative.

primaires, et d'une rangée plus profonde de cellules mésoblastiques. Les traînées composées ainsi formées, peuvent être appelées traînées germinatives.

La figure 175 A permet de se rendre compte de l'apparence générale de l'embryon vu par la face dorsale, après l'apparition des deux traînées germinatives. La calotte épiblastique dans cette figure est ombrée. La calotte épiblastique accompagnée par les traînées germinatives s'étend ensuite rapidement et enveloppe les trois sphères vitellines par un processus équivalent à celui de la gastrula épibolique ordinaire, mais les extrémités antérieures et postérieures des traînées germinatives restent sensiblement stationnaires. De ce mode d'extension, il résulte que les bords de la calotte épiblastique et les traînées germinatives se rencontrent suivant une ligne à la surface ventrale de l'embryon (fig. 176 A et B). Les traînées germinatives se rejoignent d'abord en avant (B) et leur union se continue peu à peu vers l'extrémité postérieure. Le phénomène s'achève vers le moment de l'éclosion.

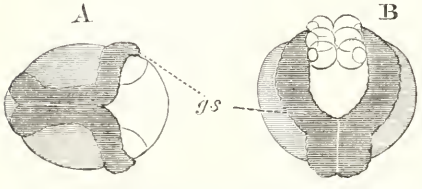


Fig. 176. — Deux embryons de Clepsine dans lesquels les traînées germinatives se sont en partie rejointes sur la ligne médiane ventrale (d'après Robin) (*).

Pendant ces transformations les noyaux des sphères vitellines se portent à la surface et se divisent rapidement. Enfin, avec une partie du protoplasma des sphères vitellines, ils semblent former une couche de cellules hypoblastiques qui entoure les restes des sphères vitellines constituant le vitellus nutritif.

A l'extrémité antérieure des traînées germinatives, dans une position correspondant à celle des quatre cellules épiblastiques originelles, il apparaît deux dépressions qui se réunissent pour former l'invagination orale unique au centre de laquelle se forment la bouche et le pharynx par une seconde invagination épiblastique.

Le point le plus important de la suite de ce développement est la destinée des formations appelées traînées germinatives. D'après Whitman, elles sont formées de deux sortes de cellules : quatre rangées de cellules superficielles plus petites, qu'il appelle neuroblastes, et dans les stades avancés au moins, une rangée de grosses cellules plus profondes, qu'il appelle initiales du mésoblaste (mesoblasts). Quant au rôle final de ces cellules, il établit que les neuroblastes se réunissent sur la ligne médiane pour former le rudiment de la chaîne ganglionnaire ventrale, tandis que les initiales du mésoblate se réunissent également pour former le feuillet moyen. Un tel mode de formation d'une chaîne ganglionnaire ventrale n'a pas à ma connaissance, de parallèle dans le règne animal tout entier, et quelles que soient les observations qui puissent avoir démontré à Whitman que les cellules en question donnent bien réellement naissance au système nerveux, il n'a pas jugé à propos de les produire dans son mémoire. Il figure une coupe avec les huit cellules

(*) *gs*, traînées germinatives.
L'aire couverte par l'épiblaste est ombrée. Les « neuroblastes » sont visibles en B à l'extrémité de traînées germinatives.

neuroblastiques sur la ligne médiane ventrale, et au premier stade qu'il décrit ensuite, le système nerveux est déjà divisé en ganglions! Le premier stade dans lequel le prétendu système nerveux a la forme d'une seule rangée huit cellules est absolument différent de tout rudiment du système nerveux, tel qu'on le rencontre d'ordinaire chez les Chétopodes, et aucun stade intermédiaire entre celui-ci et une chaîne de ganglions nerveux n'est décrit ni figuré, Whitman dont les vues semblent avoir été influencées par une théorie spéciale et, à mon avis, erronée de Rauber sur les relations de la gouttière neurale des Vertébrés avec le blastopore, ne semble pas se douter que le rôle qu'il donne à ses neuroblastes demande à être appuyé d'une manière quelconque sur des faits.

Il cite la formation de ces parties chez l'*Euaxes* (Voy. le chap. précédent p. 303), comme semblable à ce qui a lieu chez la Clepsine. Il me semble probable que cette comparaison peut être exacte, mais le résultat en serait de montrer que les neuroblastes et les initiales du mésoblaste réunis forment une bande mésoblastique semblable à celle des Oligochètes. Jusqu'à ce que Whitman ou quelque autre observateur ait apporté plus de preuves en faveur de l'opinion qui donne aux « neuroblastes » un rôle dans la formation du système nerveux, on doit, à mon avis, les considérer comme formant probablement (avec les initiales du mésoblaste) deux simples bandes mésoblastiques. Kowalevsky a d'ailleurs brièvement exposé qu'il s'était assuré que le système nerveux de la Clepsine dérive de l'épiblaste, affirmation qu'il n'est pas possible de concilier avec la description de Whitman.

Nephelis. — La Nephelis me servira de type pour les Gnathobdellides. La segmentation de cette forme n'a pas encore été suivie d'une manière complète, mais les observations de Bütschli (n° 359) sont probablement les plus dignes de confiance.

L'œuf se divise d'abord en deux, puis en quatre segments dont deux sont un peu plus petits que les autres. Puis il se forme quatre petites cellules qui sont le commencement de l'épiblaste. Trois d'entre elles se séparent par bourgeonnement des deux plus grosses, et d'une des petites des quatre cellules, la quatrième est le produit d'une division postérieure d'une des grandes cellules (1). Les trois cellules qui ont pris part à la formation des cellules épiblastiques donnent de nouveau chacune naissance à une petite cellule, et les petites cellules ainsi formées constituent au-dessous de l'épiblaste une couche qui est le commencement de l'hypoblaste; les cellules qui leur ont donné naissance, forment les sphères vitellines. Peu après la formation de l'hypoblaste la grosse sphère qui jusqu'ici est restée à l'état de repos se divise en deux dont l'une donne alors naissance successivement à deux petits éléments épiblastiques.

Les deux grosses sphères résultant de la division de la sphère originellement inactive se divisent ensuite de nouveau sur le côté opposé de l'embryon, et y forment une couche épiblastique, de sorte que l'on voit alors sur un côté de l'embryon (le côté ventral d'après Robin), une plaque d'épiblaste formée de six cellules, et du côté opposé une plaque formée de quatre cellules. Les deux plaques se rejoignent au bord antérieur de l'embryon, et

(1) Des doutes ont été émis par Whitman sur cette description de l'origine des quatre cellules épiblastiques.

entre elles sont placées les trois grosses sphères vitellines. Les deux groupes de cellules épiblastiques augmentent ensuite rapidement et s'étendent graduellement autour des trois grosses sphères vitellines. Excepté au point où elles se rejoignent au bord antérieur, elles laissent à découvert une partie considérable du bord des sphères vitellines.

Pendant que ces changements se produisaient à l'extérieur, les cellules hypoblastiques ont augmenté de nombre (de nouvelles cellules étant probablement dérivées des trois grosses sphères vitellines), et remplissent sous la forme d'une colonne un espace limité en arrière par les trois sphères vitellines, et en avant par l'épiblaste de l'extrémité antérieure de l'embryon. Sur les côtés de l'hypoblaste, le mésoblaste est apparu probablement sous la forme de deux bandes latérales. L'origine des cellules qui le forment n'a pas jusqu'ici été déterminée. Les cellules hypoblastiques au stade suivant se disposent autour d'une cavité archentérique centrale et en même temps augmentent rapidement de diamètre, et se remplissent d'un dépôt secondaire de vitellus nutritif. Peu après il se forme une bouche et un œsophage à parois épaisses, probablement par une invagination de l'épiblaste. Le mésoblaste forme alors sur les deux côtés du corps deux bandes latérales courbées, équivalentes aux bandes mésoblastiques des Chétopodes. Les trois grosses sphères vitellines non recouvertes encore par l'épiblaste sur un espace considérable sont situées à l'extrémité postérieure du corps. L'embryon s'accroît rapidement, surtout à sa partie antérieure, et les trois sphères vitellines se recouvrent d'une couche de cellules épiblastiques aplaties. Autour de l'œsophage s'établit une cavité traversée par des fibres musculaires, ailleurs il n'existe pas de traces de cette cavité. La région céphalique devient ciliée et sa partie dorsale qui représente un lobe préoral rudimentaire est particulièrement saillante. Les cils de la région orale se continuent dans la lumière de l'œsophage, et plus tard se prolongent comme chez le Lombric sur la ligne médiane de la face ventrale.

Les bandes mésoblastiques sembleraient, d'après les observations de Bütschli que confirment celles de Kleinenberg sur le Lombric, se prolonger dorsalement au-dessus de l'œsophage dans la région céphalique. En arrière elles s'appuient contre les grosses sphères vitellines que Kowalevsky a supposé leur donner naissance, et jouer le même rôle que les grosses initiales du mésoblaste du Lombric. Il a déjà été montré que la fonction de ces grosses cellules chez le Lombric a été exagérée, et Bütschli leur refuse chez la *Nephelis* toute part dans la production du mésoblaste. Il semble probable qu'elles sont homologues aux trois sphères vitellines de la Clepsine, et que leur fonction primitive est de donner naissance à l'hypoblaste. Elles sont visibles pendant longtemps à l'extrémité postérieure de l'embryon, mais finissent par se fragmenter en cellules plus petites dont la destinée est inconnue.

L'embryon de l'*Hirudo* paraîtrait, d'après les recherches de Robin, se développer à peu près de la même manière que celui de la *Nephelis*. La partie antérieure n'est cependant pas ciliée. Les trois grosses cellules postérieures disparaissent relativement de bonne heure.

Histoire générale de la larve.

La larve de Clepsine, au moment où les bandes mésoblastiques se sont rejointes sur la ligne médiane ventrale, est représentée dans la figure 175 B. On voit qu'elle est déjà segmentée, le processus de la segmentation ayant marché *pari passu* avec la coalescence ventrale des bandes mésoblastiques. Les segments se forment d'avant en arrière comme chez les Chétopodes. La face dorsale est plane et peu étendue, la face ventrale est très convexe. L'embryon vers ce temps quitte sa capsule et s'attache au parent. Il s'allonge rapidement, et la face dorsale, s'accroissant plus rapidement que la face ventrale, devient à la fin la plus convexe. Enfin il se forme trente-trois segments post-oraux dont les huit derniers s'unissent pour constituer la ventouse postérieure.

Le développement général de la *Nephelis* et de l'*Hirudo* est à peu près le même que celui de la Clepsine. L'embryon passe d'une forme sphérique à une forme ovale, puis vermiforme. Pour des détails complets, le lecteur est renvoyé au mémoire de Robin.

La présence, au-dessus de l'œsophage, d'une saillie bien marquée qui forme le rudiment d'un lobe préoral a déjà été mentionnée comme caractéristique de l'embryon de *Nephelis*, on ne trouve pas de formation analogue chez le Clepsine.

Histoire des feuillets germinatifs et développement des organes.

L'épiblaste. — L'épiblaste est formé d'une seule couche de cellules et développe de bonne heure une cuticule délicate qui se forme évidemment indépendamment de la membrane de l'œuf. Elle se soulève en une série d'anneaux transversaux qui n'ont pas de relation avec les véritables somites du mésoblaste.

Le système nerveux. — Le système nerveux dérive probablement de l'épiblaste, mais son origine demande encore de nouvelles recherches. Le cordon ventral se divise en une série de ganglions qui d'abord correspondent exactement aux somites du mésoblaste. Quatre ou peut-être trois d'entre eux se soudent pour former le ganglion sous-œsophagien et sept ou huit s'unissent dans la ventouse postérieure.

Il semblerait, d'après la description de Bütschli, que le ganglion sus-œsophagien se développe, comme chez les Oligochètes, indépendamment de la chaîne ventrale.

Le Mésoblaste. — On a déjà vu que le mésoblaste dérive probablement chez la *Nephelis* et chez la *Clepsine* de deux bandes mésoblastiques qui s'unissent sur la ligne médiane ventrale. L'histoire ultérieure de ces bandes n'est qu'imparfaitement connue. Elles se segmentent

d'avant en arrière. Les somites formés par la segmentation s'étendent peu à peu vers le haut et se rejoignent sur la ligne médiane dorsale. Il se forme des cloisons entre les somites, probablement de la même manière que chez les Oligochètes.

Chez la Clepsine, les bandes mésoblastiques d'après Kowalevsky se clivent en lames somatique et splanchnique, entre lesquelles sont situées les cavités dites sinus latéraux. Ces sinus forment, selon Whitman, un seul tube continu enveloppant le tube digestif, tube qui diffère par conséquent très peu de la cavité générale normale des Chétopodes. La lame somatique du mésoblaste donne sans doute naissance aux couches musculaire, circulaire et longitudinale de l'embryon. La première est celle qui apparaît d'abord, et la dernière, comme chez les Oligochètes, commence à se constituer sur le côté ventral.

Une musculature délicate formée principalement de fibres transversales, mais aussi de fibres longitudinales, semblerait se développer indépendamment des bandes mésoblastiques chez la *Nephelis* et l'*Hirudo* (Rathke, Leuckart, Robin et Bütschli). Elle paraît dériver de certaines cellules étoilées qui s'observent entre la paroi du tube digestif et la peau, et qui correspondent probablement au système de fibres contractiles qui réunissent les parois du corps au tube digestif au travers de la cavité de segmentation chez les larves des Chétopodes, de divers Vers et des Mollusques (1).

Le mésoblaste, dans l'état actuel de la science, donne naissance, outre les parties déjà mentionnées, aux organes d'excrétion, aux organes génitaux, au système vasculaire, etc.

Organes d'excrétion. — On trouve chez les embryons de la *Nephelis* et de l'*Hirudo* certains organes d'excrétion provisoires remarquables dont l'origine et l'histoire n'est pas encore complètement connue. Chez la *Nephelis* ils se montrent comme une (d'après Robin, n° 364) ou deux (d'après Bütschli, n° 359) paires successives de tubes contournés situés sur le côté dorsal de l'embryon et, selon le dernier auteur, dérivent des cellules mésoblastiques éparses sous la peau. A leur état de développement complet, ils s'étendent, d'après Robin, depuis le voisinage de la tête jusque près de la ventouse anale. Chacune d'elles a la forme d'un U avec l'extrémité antérieure ouverte; chaque branche de l'U étant formée de deux tubes unis en avant. On n'a pas reconnu d'orifice externe d'une manière certaine. Semper croyait que les tubes étaient en continuité avec les trois cellules vitellines postérieures, mais il a été montré qu'il n'en est pas réellement ainsi. Fürbringer (2)

(1) D'après Robin ce système de muscles se fortifie peu à peu et se transforme en le système musculaire permanent. Rathke au contraire dit qu'il est provisoire et qu'il est remplacé par les muscles dérivés des somites mésoblastiques. Il est possible de supposer qu'en réalité il s'incorpore dans le dernier système.

(2) *Morphologisches Jahrbuch*, IV, p. 676. Il dit en outre que le tube est « feinverzweigt und netzförmig verastelt », mais il n'est pas clair si c'est d'après ses propres observations.

est porté, d'après ses propres recherches, à croire qu'ils s'ouvrent sur le côté. Ils contiennent un liquide clair.

Chez l'*Hirudo*, Leuckart (n° 362) a décrit trois paires d'organes semblables dont il a complètement fait connaître la structure. Ils sont situés dans la partie postérieure du corps et chacun d'eux commence par un renflement d'où part un tube contourné qui se dirige en arrière dans une certaine longueur, puis il se retourne vers l'avant pour se recourber sur lui-même et s'ouvrir à l'extérieur. La partie antérieure se résout en une sorte de réseau labyrinthiforme.

Les véritables organes segmentaires se rencontrent dans un certain nombre de segments et, d'après Whitman, se forment aux dépens de groupes de cellules mésoblastiques. Leur origine demande cependant de nouvelles observations.

Whitman a décrit chez la Clepsine, de chaque côté du corps, une double rangée de cellules colossales comme dérivées des bandes mésoblastiques. Ces cellules (fig. 175, B) qu'il appelle cellules segmentaires sont situées vis-à-vis des parois des cloisons. La rangée interne est décrite comme en rapport avec les organes segmentaires. Leur rôle final est inconnu, mais Whitman suppose que ce sont les cellules-mères des testicules.

Le tube digestif. — Le tube digestif est primitivement constitué par deux parties : le stomodæum épiblastique (qui forme la bouche, le pharynx et l'œsophage) et le mésentéron hypoblastique. L'anus se forme très tard comme une simple perforation immédiatement au-dessus de la ventouse postérieure.

Chez la Clepsine où la gastrula est épibolique, le rudiment du mésentéron est d'abord formé des trois sphères vitellines dont la surface se différencie, comme il a déjà été décrit, en une couche hypoblastique véritable entourant une masse vitelline centrale. Le sac du mésentéron ainsi formé est étranglé par les cloisons mésoblastiques en une série de lobes, la partie postérieure forme un tube étroit et d'abord très court s'ouvrant à l'anus.

La région lobée forme l'estomac sacculé de l'adulte. Les sacculations de l'estomac, par leur mode d'origine, correspondent nécessairement aux segments. Chez l'adulte cependant le lobe antérieur est en réalité double et a deux divisions pour les deux segments qu'il remplit tandis que le lobe postérieur qui, comme chacun le sait, s'étend en arrière parallèlement au rectum, est composé de cinq diverticules segmentaires. En rapport avec le stomodæum, se développe un pharynx protractile.

Chez l'*Hirudo* et la *Nephelis* le mésentéron a dès l'origine la forme d'un sac. Les changements ultérieurs sont à peu près les mêmes que chez la Clepsine. Chez l'*Hirudo* le diverticule postérieur de l'estomac

est d'abord impair. Les mâchoires se forment à peu près en même temps que les yeux comme des saillies de la paroi de la cavité buccale.

(359) O Bütschli. Entwicklungsgeschichtliche Beiträge (*Nephelis*). (*Zeit. f. wiss. Zool.*, XXIX. 1877.)

(360) E. Grube. *Untersuchungen üb. d. Entwicklung d. Anneliden.* Königsberg, 1844.

(361) C. K. Hoffmann. Zur Entwicklungsgeschichte d. Clepsineen (*Niederländ. Archiv f. Zool.*, IV. 1877).

(362) R. Leuckart. *Die menschlichen Parasiten* (*Hirudo*), I, p. 686 et seq.

(363) H. Rathke. *Beit. z. Entwicklungsgesch. d. Hirudineen.* Leipzig, 1862.

(364) Ch. Robin. *Mém. sur le développement embryogénique des Hirudinées.* Paris, 1875.

(365) C. O. Whitman. Embryology of *Clepsine* (*Quart. J. of micro. Science*, XVIII. 1878).

[Voy. aussi C. Semper (N° 355) et Kowalevsky (N° 342) pour des observations isolées.]

CHAPITRE XIV

GÉPHYRIENS (1).

Il convient pour l'exposé de l'embryologie de diviser les Géphyriens en deux groupes : les Géphyriens nus et les Géphyriens tubicoles formés par le genre *Phoronis*.

GÉPHYRIENS NUS.

Segmentation et formation des feuillets.

Une gastrula épibolique ou embolique est caractéristique des Géphyriens et le blastopore paraît dans quelques cas au moins (*Phascolosoma, Thalassema*) devenir la bouche.

Bonellie. — Chez la Bonellie (Spengel, n° 370) la segmentation est inégale, mais complète et, comme chez un grand nombre de Mollusques, etc., l'œuf présente avant qu'elle ne commence un pôle protoplasmique et un pôle vitellin distincts. L'œuf se divise d'abord en quatre segments égaux formés chacun des mêmes parties constituantes que l'œuf originel, puis un sillon équatorial sépare au pôle animal quatre petites cellules entièrement formées de protoplasma. Ces cellules se placent bientôt dans les intervalles des grosses sphères. Celles-ci produisent de nouveau quatre petites cellules et les huit petites cellules se divisent. Puis par la continuation de la division des petites cellules existantes et la formation de nouvelles petites cellules par les grosses sphères, il finit par se former une couche de petites cellules qui enveloppent les quatre grosses sphères laissant seulement un blastopore étroit au pôle végétatif de l'œuf (fig. 177 A). Les grosses sphères continuent à donner naissance à des cellules plus petites qui cependant ne prennent plus une position superficielle, mais restent en dedans de la couche de petites cellules et donnent naissance à l'hypoblaste (fig. 177 B). Les petites cellules deviennent l'épiblaste et au blastopore elles se recour-

(1)

I. **Géphyriens nus.** { 1. Inermes. 2. Armés.
II. **Géphyriens tubicoles** (*Phoronis*).

bent en dedans (fig. 177 B) et donnent naissance à une couche de cellules qui paraissent s'étendre en une lame ininterrompue entre l'épi-

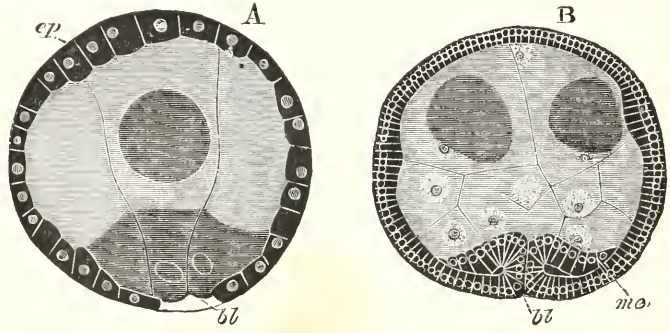


Fig. 177. — Gastrula épibolique de la Bonellie (d'après Spengel) (*).

blaste et l'hypoblaste et former le mésoblaste. Le blastopore se ferme alors, mais sa position par rapport aux organes définitifs de l'embryon n'a pas été déterminée.

Chez le Phascolosome (Selenka, n° 369), l'œuf enveloppé d'une zona radiata poreuse se divise en deux sphères inégales, dont la plus petite se divise ensuite en deux, puis en quatre. Une invagination a lieu, qui est intermédiaire entre les types embolique et épibolique. Les petites cellules, dont le nombre augmente par l'addition d'éléments dérviés de la grosse sphère, se divisent et s'étendent autour de la grosse sphère. Celle-ci, pendant ce temps, se divise également, et les petites cellules qui en résultent forment, d'une part, un petit sac ouvert par le blastopore, d'autre part, remplissent la cavité de segmentation et forment le mésoblaste et les globules du sang. Le blastopore devient la bouche permanente.

Formes larvaires et développement des organes.

Chez les Géphyriens armés, la larve a généralement (*Thalassema*, *Echiurus*) les caractères d'un trochosphère et se rapproche beaucoup de la forme typique caractéristique de la larve du *Polygordius* et souvent désignée sous le nom de larve de Lovén. Chez la Bonellie, cette forme larvaire est moins parfaitement conservée.

Echiure. — Chez l'Échiure (Salensky, n° 368; Hatschek) la plus jeune larve connue a tous les caractères de la trochosphère typique (fig. 178). Elle est divisée en un lobe pré-oral et une région postorale de dimensions

(*) A, stade où les quatre cellules hypoblastiques sont presque complètement enveloppées. — B, stade après que le mésoblaste a commencé à se former par un repli des lèvres du blastopore.
ep, épiblaste. — *me*, mésoblaste. — *bl*, blastopore.

à peu près égales, tandis que la partie qui devient le tronc est extrêmement petite. Une double couronne ciliée sépare les deux portions du corps, comme chez la larve du *Polygordius* : la bouche (*m*) s'ouvre entre ses deux éléments. Le tube digestif se divise en un stomodæum à orifice ventral, un vaste estomac et un intestin court ouvert par un anus terminal (*an*). L'œsophage est rattaché au sommet du lobe préoral par la bande contractile ordinaire, et à l'insertion de cette bande est un épaississement de l'épiblaste qui probablement représente le rudiment du ganglion sus-œsophagien. Il existe un organe excréteur provisoire sous la forme d'un tube cilié situé immédiatement en avant de la région du tronc et semblable à celui du *Polygordius*. La larve, en avançant en âge, s'accroît considérablement, et il se développe une paire de bandes mésoblastiques qui se divisent en somites, tandis que les tubes excréteurs deviennent arborescents et forment un réseau.

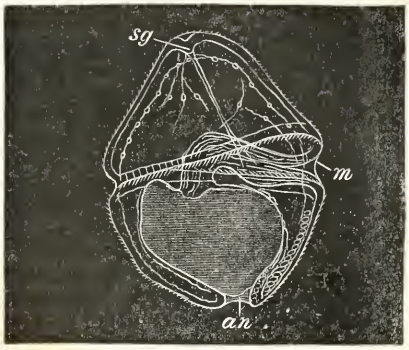


Fig. 178. — Larve d'Échiure (d'après Salensky) (*).

La métamorphose est accompagnée par la perte de la faculté de nager, et consiste dans l'accroissement de la région post-orale du tronc et dans la réduction simultanée du lobe préoral qui persiste cependant d'une manière permanente et forme la trompe cylindrique de l'adulte. Il se creuse de bonne heure à sa face ventrale une gouttière qui se termine en arrière à la bouche. Les couronnes ciliées disparaissent peu à peu pendant la métamorphose.

Les plus importants des changements externes ultérieurs sont l'apparition précoce autour de l'extrémité anale du corps d'un cercle de soies et l'apparition d'une paire de soies ventrales dans la région antérieure. Le cercle antérieur de soies caractéristiques de l'Échiure adulte n'apparaît qu'à une période tardive.

Des transformations internes, la première est la disparition de la segmentation et des organes sécréteurs provisoires, et la formation des sacs respiratoires anaux. Avec l'accroissement de la partie postérieure du tronc, l'intestin s'allonge et devient pelotonné.

Bonellie. — L'embryon de la Bonellie encore dans l'œuf conserve une forme sphérique et acquiert une bande ciliée équatoriale en arrière de laquelle s'en forme bientôt une seconde plus étroite, pendant qu'en

(*) *m*, bouche. — *an*, anus. — *sg*, ganglion sus-œsophagien (?).

avant de la première apparaît une paire de taches oculiformes (fig. 179 A). L'embryon, après son éclosion, s'allonge rapidement,

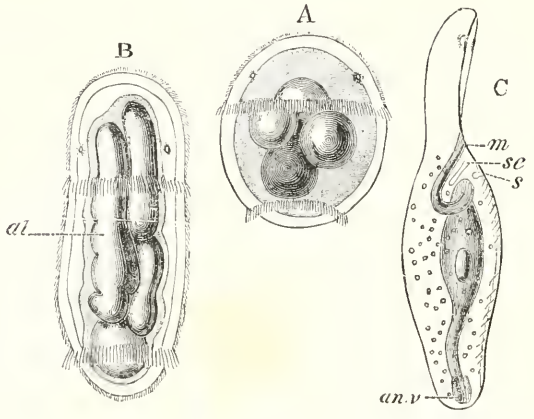


Fig. 179. — Trois stades du développement de la Bonellie (d'après Spengel) (*).

s'aplatit dans le sens dorso-ventral et se revêt complètement de cils (fig. 179 B). D'après Spengel, il ressemble, à cette période, par sa forme et ses mœurs, à un Turbellarié rhabdocœle. La partie intérieure est cependant un peu renflée et présente une indication de lobe préoral.

Pendant ces transformations, la formation des organes aux dépens des feuillets embryonnaires a fait des progrès importants.

L'épiblaste se revêt d'une cuticule superficielle qui dérive peut-être directement de la membrane vitelline. Le système nerveux se forme également probablement aux dépens de l'épiblaste. Le ganglion sus-œsophagien en forme de bande est la première partie du système nerveux qui se forme et paraît dériver indubitablement de l'épiblaste. Le cordon ventral apparaît un peu plus tard, mais les premiers stades de son développement n'ont pas été suivis d'une manière satisfaisante. Il est en continuité avec la bande sus-œsophagienne qui entoure complètement l'œsophage sans montrer aucun renflement dorsal spécial. Après que le cordon ventral s'est complètement séparé de l'épiblaste, une masse fibreuse centrale se différencie à son intérieur tandis que les parties latérales sont formées de cellules ganglionnaires. Dans la disposition de ces cellules, il possède des caractères indiquant qu'il est formé de moitiés symétriques. Il ne présente cependant pas des renflements ganglionnaires.

Le mésoblaste, bien que d'abord très mince, se différencie bientôt en une lame splanchnique et une lame somatique, ces deux lames ne sont toutefois pas distinctement séparées par une cavité générale. La lame soma-

(*) A, larve pourvue de deux bandes ciliées et de deux taches oculiformes. — B, larve complètement développée vue par la face dorsale. — C, jeune Bonellie femelle vue de profil.

al, tube digestif. — *m*, bouche. — *n*, tube excréteur provisoire. — *s*, crochet ventral. — *an.v*, vésicule anale.

tique augmente rapidement d'épaisseur, et s'élargit sur les côtés pour former deux bandes réunies dans les régions dorsale et ventrale par des bandes étroites plus minces. Les parties externes de chacune de ces bandes se différencient en une couche externe circulaire, et une couche interne longitudinale de fibres musculaires. Dans le lobe préoral, le mésoblaste prend un caractère un peu vacuolaire.

Les cellules hypoblastiques forment une couche complète autour des quatre cellules vitellines dont elles dérivent (fig. 175, B, *al*), mais il n'existe d'abord pas de cavité digestive. L'œsophage apparaît pendant cette période comme un diverticule de l'hypoblaste d'abord solide, puis plus tard creux dirigé vers l'épiblaste.

La métamorphose de la larve en Bonellie femelle adulte commence par la conversion d'un grand nombre de cellules mésoblastiques indifférentes en corpuscules du sang et l'introduction dans la cavité générale d'une grande quantité de liquide qui sépare les lames splanchnique et somatique du mésoblaste. Le liquide est considéré par Spengel comme étant de l'eau de mer introduite par deux poches anales dont le développement est décrit plus loin.

La cavité générale est tapissée par un péritoine, et il s'établit bientôt des vaisseaux distincts formés par des replis du péritoine. Ainsi se forment trois troncs, deux latéraux et un médian dans le lobe préoral (trompe) et dans le corps un tronc ventral au-dessus du cordon nerveux et un tronc intestinal ouvert antérieurement dans le tronc ventral. Les vaisseaux paraissent communiquer avec la cavité générale.

Dans le cours de ces transformations, les deux bandes ciliées disparaissent, la postérieure d'abord. Les cils qui couvrent la surface générale s'atrophient, à l'exception de ceux de la face ventrale du lobe préoral. Ce dernier devient plus saillant, les cellules mésoblastiques étoilées qui remplissent son intérieur deviennent contractiles, et il donne naissance à la trompe (fig. 179, C).

Au point où la protubérance œsophagienne a rencontré l'épiblaste à un stade antérieur se forme la bouche (fig. 175, *m*), et bien qu'elle se forme après l'atrophie de la bande ciliée antérieure, il n'en est pas moins évident qu'elle est en puissance située en arrière de cette bande. La lumière du tube digestif s'établit par la résorption des restes des quatre cellules centrales. L'anus se forme du côté ventral de l'extrémité postérieure du corps, et près de lui les poches dont il a déjà été question, se développent aux dépens de l'extrémité du tube digestif (fig. 175, C, *an. v*). Ce sont d'abord de simples poches aveugles, mais plus tard elles s'ouvrent dans la cavité générale (1). Elles forment les poches anales de l'adulte. Lorsque la bouche se forme, il existe un appendice particulier du tube digestif qui se prolonge dans le lobe préoral, et qui paraît s'atrophier peu de temps après.

(1) Le fait que ces poches sont des diverticules du tube digestif paraît exclure la possibilité de leur homologie avec les tubes excréteurs des Platyelminthes et des Rotifères.

Après la formation de la bouche, il se développe du côté ventral, et un peu postérieurement par rapport à elle : 1° en avant une paire de tubes qui semblent être des organes d'excrétion provisoires, et disparaissent bientôt (fig. 175, C, *sc*) ; 2° en arrière d'eux une paire de soies (*s*) qui persistent chez l'adulte. La formation de l'organe excréteur (?) permanent (oviducte et utérus) n'a pas été suivie. L'ovaire apparaît de très bonne heure comme une différenciation de l'épithélium qui tapisse le vaisseau ventral.

Les larves qui deviennent les petits mâles parasites subissent une métamorphose très différente et beaucoup moins complète que celle des larves qui donnent les femelles. Elles se fixent à la trompe d'une femelle adulte et perdent leurs bandes ciliées. Dans le mésoblaste apparaissent des cellules germinatives qui forment des masses sphériques, et, comme les masses germinatives de l'ovaire de la femelle, consistent en une cellule centrale entourée d'un épithélium. La cellule centrale devient très grosse tandis que les cellules périphériques donnent naissance aux spermatozoïdes. Il se développe chez les larves une cavité générale dans laquelle les masses spermatiques sont mises en liberté. Il ne se forme ni bouche ni anus, les transformations ultérieures n'ont pas été suivies.

Les mâles larvaires passent dans l'œsophage de la femelle, où sans doute ils vivent quelque temps et atteignent probablement leur maturité, bien que la poche séminale de l'adulte ne se trouve pas chez un grand nombre des mâles qui vivent dans l'œsophage. Lorsqu'ils sont mûrs, les mâles quittent l'œsophage et pénètrent dans l'utérus.

Phascolosome. — Des cils apparaissent chez le Phascolosome (Selenka, n° 369) pendant que l'œuf est encore en voie de segmentation. Après que la segmentation est achevée, ils forment immédiatement *en arrière* de la bouche une bande définie qui divise la larve en deux hémisphères, l'un préoral, l'autre postoral. Il se forme bientôt une bande ciliée préorale près de la bande postorale et il apparaît une touffe de cils au sommet du lobe préoral.

La larve a alors les caractères d'une trochosphère, mais diffère de la trochosphère typique en ce que la partie post-orale de la couronne ciliée équatoriale est plus importante que la partie préorale et aussi en ce qu'il n'existe pas d'anus.

La métamorphose commence de très bonne heure. Le tronc s'allonge rapidement et le lobe préoral devient relativement de moins en moins apparent. La zona radiata forme la cuticule de la larve.

Il se forme sur le tronc trois paires de soies dont la paire postérieure apparaît la première, puis la paire antérieure et enfin la paire moyenne, ordre de succession qui prouve clairement qu'elles n'ont aucun rapport avec une véritable segmentation.

Les tentacules se développent entre les deux parties de la couronne

ciliée, et enfin le lobe préoral, contrairement à ce qui a lieu chez les Géphyriens armés, disparaît presque complètement.

L'anus apparaît assez tard à la face dorsale, et le cordon nerveux ventral se forme comme un épaississement uniforme sans ganglions de l'épiblaste ventral.

GÉPHYRIENS TUBICOLES.

La larve du *Phoronis* était connue sous le nom d'*Actinotrocha* longtemps avant que ses relations avec le *Phoronis* fussent établies par Kowalevsky (n° 372). Une segmentation complète aboutit à la formation d'une blastosphère qui est suivie par une invagination dont l'orifice selon Kowalevsky, persiste pour former la bouche (1). Il est d'abord terminal, mais par le développement d'un grand lobe préoral il prend une position ventrale. L'anus se forme plus tard à l'extrémité postérieure du corps.

La plus jeune larve libre observée par Metschnikoff (n° 373) était moins développée que la larve la plus âgée trouvée par Kowalevsky. Elle appartient probablement à une espèce différente. Le corps est uniformément cilié (fig. 180, A). Il existe un grand lobe préoral contractile, et le corps se termine en arrière par deux appendices. La bouche (*m*) est ventrale, et l'anus (*an*) dorsal et non terminal, comme dans la larve de Kowalevsky.

Le tube digestif est divisé en stomodæum, estomac et intestin. Les deux appendices de l'extrémité postérieure du corps sont les rudiments de la première paire des bras si caractéristiques de l'Actinotroque complètement développée. Une seconde paire de bras apparaît ensuite du côté dorsal de la première, et la région où est situé l'anus se développe en un appendice spécial. De nouvelles paires de bras continuent à se former successivement du côté dorsal et en avant et constituent bientôt *un cercle post-oral oblique complet* (fig. 180, B). Ils sont couverts de longs cils. Une couronne ciliée très apparente se forme également autour de l'appendice anal.

A la période où il existe cinq paires de bras, il apparaît du côté ventral de l'intestin une membrane délicate qui s'unit en avant au mésoblaste somatique. Cette membrane est le rudiment du futur vaisseau ventral. Le mésoblaste somatique existe même avant cette période sous la forme d'une couche délicate de fibres musculaires circulaires.

Lorsque six paires de bras sont formées, il apparaît du côté ventral immédiatement en arrière du cercle, des bras, une involution (fig. 180, C, *iv*)

(1) Kowalevsky dit que ce que j'appelle la bouche est l'anus, mais la suite de sa description montre qu'il a confondu la bouche et l'anus chez l'embryon et que l'orifice qu'il considère comme l'anus est en réalité la bouche.

qui intéresse à la fois l'épiblaste et le mésoblaste somatique. Cette involution s'enfonce dans la direction de l'intestin et, augmentant considérablement de longueur, devient en même temps très repliée.

Lorsqu'elle a atteint tout son développement, la période critique de

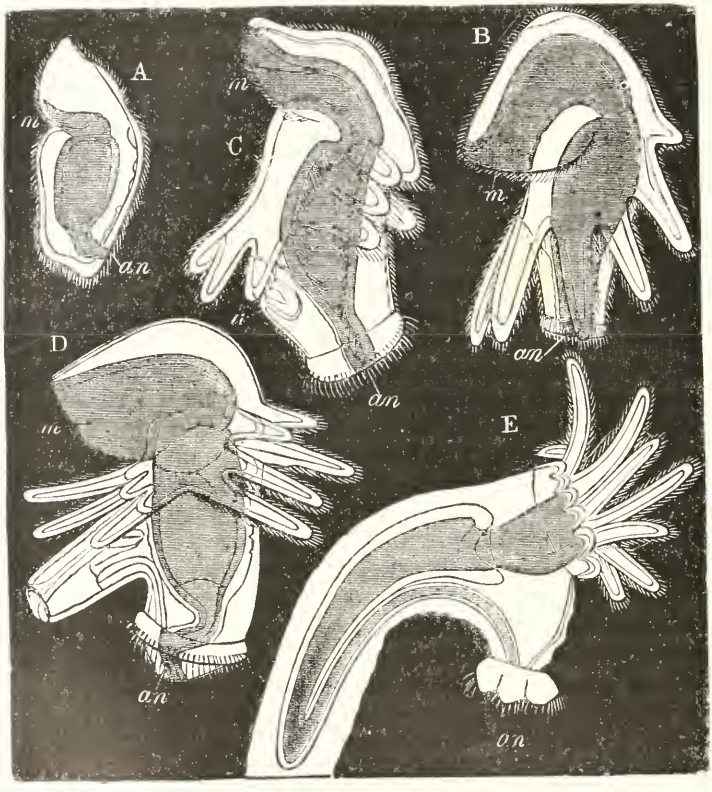


Fig. 180. — Série de stades du développement de l'Actinotroque en *Phoronis* (d'après Metschnikoff) (*).

la transformation de l'Actinotroque en *Phoronis* est atteinte et s'effectue en un espace d'environ un quart d'heure. L'involution ventrale se retourne (fig. 180, D) comme se retournerait un doigt de gant qui aurait été repoussé dans la main du gant. Lorsque l'évagination de l'involution a atteint un certain degré, le tube digestif y pénètre et en même temps le corps de la larve se contracte violemment. Lorsque l'évagination est complète, elle forme (fig. 180, E) un long corps conique contenant

(*) A, jeune larve. — B, larve après la formation de la couronne de tentacules post-orale. — C, larve avec le commencement de l'invagination qui va former le corps du *Phoronis*. — D, invagination en partie retournée. — E, invagination complètement retournée. — *m*, bouche. — *an*, anus. — *i*, invagination pour former le corps du *Phoronis*.

la plus grande partie du tube digestif et *constituant le corps du jeune Phoronis*. L'appendice anal originel persiste du côté dorsal comme une petite papille (fig. 180, E, *an*).

Pendant que ces transformations se sont effectuées, le lobe préoral s'est beaucoup contracté et en partie rétracté dans le stomodæum. En même temps les bras se sont recourbés en avant de façon à former un cercle autour de la bouche. Leurs bases s'épaississent beaucoup. La métamorphose s'achève par la rétraction complète du lobe préoral dans l'œsophage et par la chute des extrémités des bras dont les bases persistent et forment l'anneau circumoral de tentacules qui constitue cependant plutôt un lophophore qu'un cercle complet. L'anneau cilié périanal disparaît également, et l'appendice anal se rétracte dans le corps du jeune *Phoronis*. Il y a alors trois troncs vasculaires longitudinaux réunis en avant par un vaisseau circulaire qui se prolonge dans les tentacules.

Considérations générales.

Le développement du *Phoronis* est si différent de celui des autres Géphyriens, que de nouvelles observations sont nécessaires pour montrer s'il est réellement un véritable Géphyrien. En dehors de sa métamorphose spéciale, l'Actinotroque est une forme larvaire très intéressante en ce qu'elle est dépourvue de couronne ciliée préorale, et que les tentacules de l'adulte dérivent d'une véritable couronne post-orale prolongée en appendices qui forment les bras.

Les autres Géphyriens présentent dans leur développement une similitude évidente avec les Chétopodes normaux.

La formation de somites comme chez les Chétopodes, chez la larve de l'Échiure, tend à prouver que les Géphyriens sont un phylum de Chétopodes modifié et sous certains rapports dégénéré.

GÉPHYRIENS NUS.

(366) A. Kowalevsky (*Sitz. d. zool. Abth. d. III. Versam. russ. Naturf.* (*Thalassema.*) (*Zeit. f. wiss. Zool.*, XXII, p. 284. 1872).

(367) A. Krohn. Ueb. d. Larve d. *Sipunculus nudus* nebst Bemerkungen, etc. (*Müller's Archiv*, 1857.)

(368) M. Salensky. Ueber die Metamorphose d. *Echiurus* (*Morphologisches Jahrbuch*, II).

(369) E. Selenka. Eifurchung u. Larvenbildung von *Phascolosoma elongatum* (*Zeit. f. wiss. Zool.*, XXV, p. 1. 1875).

(370) J. W. Spengel. Beiträge z. Kenntniss d. Gephyreen (*Bonellia*) (*Mittheil. a. d. zool. Station z. Neapel*, I. 1879).

GÉPHYRIENS TUBICOLES (ACTINOTROQUE).

(371) A. Krohn. Ueb. Pilidium u. Actinotrocha (*Müller's Archiv*, 1858).

(372) A. Kowalevsky. Sur l'anatomie et le développement du *Phoronis;* Pétersbourg, 1867. 2 pl. En russe; Voy. Leuckart's *Bericht*, 1866-67.

(373) E. Metschnikoff. Ueber d. Metamorphose einiger Seethiere (Actinotrocha). (*Zeit. f. wiss. Zool.*, XXI. 1871.)

(374) J. Müller. Bericht üb. ein. Thierformen d. Nordsee (*Müller's Archiv*, 1846).

(375) An. Schneider. Ueb. d. Metamorphose d. *Actinotrocha branchiata* (*Müller's Arch.* 1862).

CHAPITRE XV

CHÆTOGNATHES, MYZOSTOMIENS ET GASTÉROTRICHES

Le présent chapitre a pour objet trois petits groupes isolés qui n'ont de commun que l'obscurité de leur position systématique.

CHÆTOGNATHES

Les découvertes de Kowalevsky (n° 378) confirmées par Bütschli (n° 376), sur le développement de la *Sagitta*, bien que n'ayant fait faire aucun progrès, à nos connaissances, sur la position systématique de cette forme remarquable, sont néanmoins d'une grande valeur pour les problèmes plus généraux de l'embryologie. Le développement commence après que les œufs sont pondus. La segmentation est uniforme et produit une blastosphère formée d'une seule couche de cellules columnaires. Une invagination a lieu, dont l'orifice se rétrécit pour

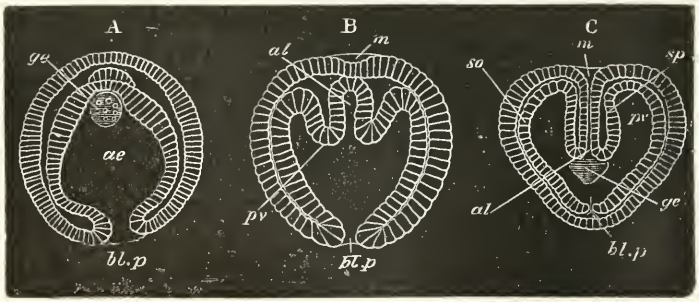


Fig. 181. — Trois stades du développement de la *Sagitta* (A et C d'après Bütschli; B, d'après Kowalevsky). Les trois embryons sont représentés dans la même position (*).

former un blastopore situé au pôle de l'embryon opposé à celui auquel la bouche apparaît plus tard (fig. 181, A). L'archentéron simple

(*) A, stade de gastrula. — B, stade postérieur; l'archentéron primitif commence à se diviser en trois parties dont les deux latérales sont destinées à former le mésoblaste. — C, stade plus avancé; l'invagination buccale (*b*) est en continuité avec la cavité digestive et le blastopore s'est fermé. — *m*, bouche. — *al*, tube digestif. — *ae*, archentéron. — *bl.p*, blastopore. — *pv*, cavité périviscérale. — *sp*, mésoblaste splanchnique. — *so*, mésoblaste somatique. — *ge*, organes génitaux.

se divise bientôt en avant, en trois lobes communiquant librement avec la cavité encore unique en arrière (fig. 181, B). Les deux lobes latéraux sont destinés à former la cavité générale et le lobe médian, le tube digestif de l'adulte. Une invagination a bientôt lieu au pôle de l'embryon opposé au blastopore et forme la bouche et l'œsophage (fig. 181, B et C, *m*).

Au stade gastrula, il se forme une masse paire destinée à donner naissance aux organes génitaux. Elle apparaît comme deux grosses cellules hypoblastiques à noyaux très visibles qui se détachent bientôt du reste du feuillet et pénètrent dans la cavité archentérique où elles se divisent, une moitié de chacune, formant l'ovaire et l'autre moitié le testicule, et se sépare bientôt comme une masse ou probablement une paire de masses en liberté dans la cavité de l'archentéron (fig. 181, A, *ge*). Lorsque la cavité archentérique primitive se divise en lobes, le rudiment génital est situé à l'extrémité postérieure du lobe médian de l'archentéron, dans la position représentée dans la figure 181, C, *ge*.

L'extrémité postérieure de l'embryon s'allonge alors et l'embryon doit se replier dans l'œuf ; lorsqu'il éclôt, il ressemble assez à l'adulte pour être reconnaissable comme une jeune *Sagitta*.

Avant l'éclosion, diverses transformations importantes s'effectuent. Le blastopore disparaît après avoir été reporté à la face ventrale. La portion médiane de la région trilobée de l'archentéron se sépare de la partie postérieure impaire et forme un tube aveugle en arrière, mais ouvert en avant par la bouche (fig. 182, A, *al*). Il constitue le tube digestif permanent, qui est formé d'une invagination épiblastique pharyngienne et d'une portion hypoblastique postérieure, dérivée de l'archentéron primitif. L'anus paraît ne se former que relativement tard. Après la séparation de la cavité digestive, le reste de l'archentéron est formé en avant de deux cavités qui s'ouvrent librement en arrière dans une cavité unique (fig. 182, A). *L'ensemble de ces cavités constitue la cavité générale et ses parois, le mésoblaste.* La partie antérieure paire se

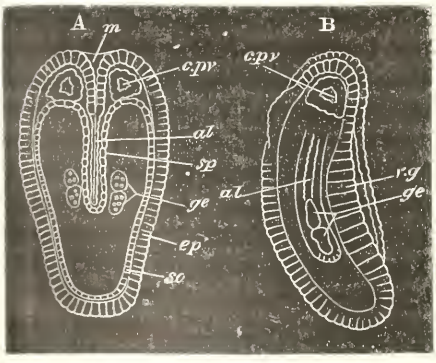


Fig. 182. — Deux vues d'un embryon avancé de *Sagitta* (d'après Bütschli) (*).

(*) A, vue par la face dorsale. — B, vue de profil. — *m*, bouche. — *al*, tube digestif. — *vg*, ganglion ventral (épaississement de l'épiblaste). — *c.pv*, portion céphalique de la cavité générale. — *so*, somatopleure. — *sp*, splanchnopleure. — *ge*, organes génitaux.

divise en une section céphalique et une section somatique (fig. 182, A et B). La première constitue une paire de cavités distinctes (*c. pv*) dans la tête, et la dernière, deux cavités ouvertes librement dans la portion impaire postérieure. A l'union des cavités paires avec la cavité impaire sont situés les organes génitaux (*ge*). Les parois internes de chacune des cavités paires forment le mésoblaste splanchno-pleurique et la paroi externe de l'ensemble le mésoblaste somatique. Les parois internes des cavités postérieures s'unissent au-dessus et au-dessous du tube digestif et forment les mésentères dorsal et ventral qui divisent la cavité générale en deux compartiments chez l'adulte. Avant l'éclosion de l'embryon, le mésentère se continue en arrière, de façon à diviser de la même manière la partie caudale primitivement impaire de la cavité générale.

Du mésoblaste somatique du tronc dérive la couche unique de muscles longitudinaux de la *Sagitta* et une partie du revêtement épithélioïde de la cavité générale. La limite antérieure de la région du tronc de la cavité générale est marquée chez l'adulte par la division du mésentère en deux lames qui se recourbent en dehors pour rejoindre la paroi du corps.

La région céphalique de la cavité générale semble s'atrophier et ses parois se transformer dans le système compliqué de muscles qui existe dans la tête de la *Sagitta* adulte.

Par la présence d'une partie de la cavité générale dans la tête, l'embryon de la *Sagitta* ressemble au Lombric, aux Araignées, etc.

Le rudiment génital de chaque côté se divise en une partie antérieure et une partie postérieure (fig. 182, *ge*). La première constitue l'ovaire et est située en avant de la cloison qui sépare la queue du corps, et la dernière, dans la région caudale du tronc, forme le testicule.

Le système nerveux dérive de l'épiblaste. Il existe un épaississement ventral (fig. 182, B, *v. g*) dans la région antérieure du tronc et un épaississement dorsal dans la tête. Les deux sont d'abord continus et, en devenant séparés de l'épiblaste, restent unis par de minces cordons.

Le ganglion ventral est beaucoup plus saillant pendant la vie embryonnaire que chez l'adulte. Sa position et sa proéminence précoce chez l'embryon indiquent peut-être qu'il est l'homologue de la chaîne ventrale des Chétopodes (1).

(376) O. Bütschli. Zur Entwicklungsgeschichte der *Sagitta* (*Zeitschrift f. wiss. Zool.*, XXIII. 1873).

(1) Langerhans a récemment fait des observations importantes sur le système nerveux de la *Sagitta* et identifie le ganglion ventral aux ganglions pariéto-splanchniques des Mollusques; il a trouvé une paire de nouveaux ganglions dont le développement est inconnu et qu'il appelle ganglions sous-œsophagiens ou pédieux. Les faits embryologiques ne paraissent pas être favorables à ces interprétations.

(377) C. Gegenbaur. Ueber die Entwicklung der *Sagitta* (*Abhand. d. naturforschenden Gesellschaft in Halle*, 1857).

(378) A. Kowalevsky. Embryologische Studien an Würmern u. Arthropoden (*Mém. Acad. Pétersbourg*, 7e sér., XVI, n° 12. 1871).

MYZOSTOMIENS

Le développement de ces singuliers parasites des Crinoïdes a été étudié par Metschnikoff (n° 380), Semper (n° 381) et Graff (n° 379).

La segmentation est inégale et paraîtrait être suivie d'une invagination épibolique. La couche externe de cellules (épiblaste) se couvre de cils, et la couche interne se transforme en une masse vitelline centrale non cellulaire (?). A ce stade, la larve éclôt et commence à mener une existence indépendante. Au stade suivant observé par Metschnikoff, la bouche, l'œsophage, l'estomac et l'anus étaient développés, et il existait deux paires de pieds. Dans ces pieds se montraient des soies analogues à celles des Chétopodes qui, dans la paire postérieure n'étaient que de simples stylets fins sans crochets terminaux. La portion papilliforme du pied n'est d'abord pas développée. Les nouveaux pieds se forment successivement comme les segments des Chétopodes, et l'estomac ne devient dendriforme qu'après que tous les pieds (5 paires) sont formés.

Par le revêtement ciliaire primitif réuni à une indication ultérieure de segmentation, par la formation des pieds et des soies, la larve des Myzostomiens se rapproche des Chétopodes, et le groupe doit probablement être regardé comme un type primitif des Chétopodes spécialement modifié à cause de ses mœurs parasites.

(379) L. Graff. *Das Genus Myzostoma*. Leipzig, 1877.

(380) E. Metschnikoff. Zur Entwicklungsgeschichte d. *Myzostomum* (*Zeit. f. wiss. Zool.*, XVI. 1866).

(381) C. Semper. Z. Anat. u. Entwick. d. Gat. *Myzostomum* (*Zeit. f. wiss. Zool.*, IX. 1856),

GASTÉROTRICHES

Quelques observations de Ludwig sur les œufs d'hiver de l'*Ichthydium larus* montrent que la segmentation est totale, et en apparence régulière. Elle aboutit à la formation d'une morula solide. L'embryon présente une courbure ventrale, et les appendices fourchus caudaux apparaissent de bonne heure comme des formations cuticulaires. Lorsque l'embryon quitte l'œuf, il a presque atteint l'état adulte. Les cils ventraux apparaissent quelque temps avant l'éclosion.

(382) H. Ludwig. Ueber die Ordnung Gastrotricha *Metschn.* (*Zeit. f. wiss. Zool.* XXVI. 1876).

CHAPITRE XVI

NÉMATHELMINTHES ET ACANTHOCÉPHALES

NÉMATHELMINTHES (1)

Nématodes. — Bien que les œufs de divers Nématodes aient été au nombre des premiers comme des plus fréquents objets de l'observation embryologique, leur développement n'est encore qu'imparfaitement connu. Les formes vivipares et les formes ovipares sont communes les unes et les autres et dans les formes ovipares, les œufs sont d'ordinaire enveloppés d'une coque dure. La segmentation est totale et presque régulière quoique les deux premiers segments soient souvent inégaux. Les relations des sphères de segmentation avec les feuillets germinatifs ne sont cependant établies d'une manière satisfaisante que chez le *Cucullanus elegans*, forme parasite de la Perche (2), par les recherches de Bütschli (n° 383).

Le premier développement de l'embryon de cette espèce s'effectue dans le corps du parent, et l'œuf est enveloppé d'une membrane délicate. Après l'achèvement des premiers stades de la segmentation, l'embryon prend la forme d'un disque plan et mince formé de deux couches de cellules (fig. 183, A et B). Les deux couches de ce disque donnent respectivement naissance à l'épiblaste et à l'hypoblaste et à un certain stade le feuillet hypoblastique cesse de s'accroître, tandis que l'accroissement du feuillet épiblastique continue. De là il résulte que les bords du disque se replient vers le côté hypoblastique (fig. 183, D). Ce reploiement détermine la formation d'une gastrula de constitution remarquable qui a la forme d'un cylindre creux à deux couches de cellules présentant d'un côté une fente incomplètement fermée (fig. 183,

(1)

I. Nématodes. — Ascarides. Strongylides. Trichinides. Filarides. Mermithides. Anguillulides.

II. Gordiacés.

III. Chætosomides.

(2) Le développement des œufs de l'*Anguillula aceti* est, d'après Hallez, semblable à celui des œufs du *Cucullanus*.

E, *blp*). Cette fente est un blastopore, elle se ferme par la coalescence des deux bords, l'occlusion commençant en arrière pour s'étendre peu à peu vers la partie antérieure. En avant, le blastopore ne se ferme

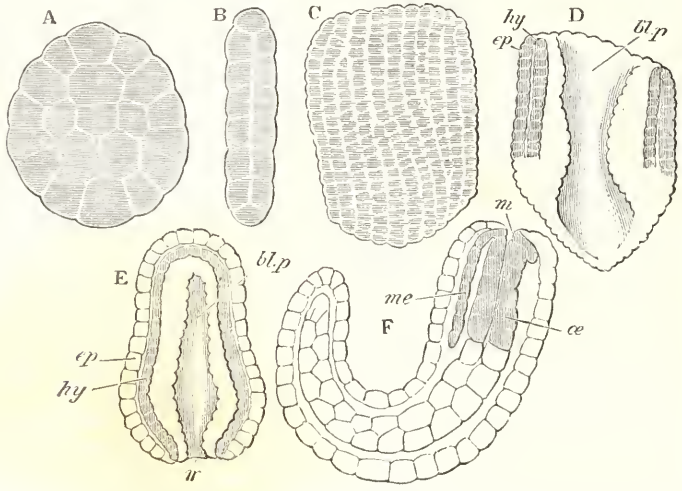


Fig. 183. — Divers stades du développement du *Cucullanus elegans* (emprunté à Bütschli) (*).

jamais complètement et persiste pour former la bouche permanente. L'embryon après ces transformations a un aspect vermiforme qui devient plus net à mesure qu'il s'allonge et se recourbe (fig. 183, F).

L'hypoblaste de l'embryon donne naissance au tube digestif et se divise bientôt en une région œsophagienne (fig. 183, F, *a*) formée de cellules granuleuses et une région postérieure formée de cellules claires. Le mésoblaste (fig. 183, *me*), selon Bütschli, dérive de certaines cellules hypoblastiques spéciales entourant la bouche et de là s'étend en arrière vers l'extrémité postérieure du corps. D'après les recherches plus récentes de Götte, le mésoblaste de Bütschli est le commencement de l'anneau nerveux tandis que deux initiales du mésoblaste sont constituées à une période antérieure par des cellules hypoblastiques situées près de l'extrémité postérieure du corps.

Le jeune Cucullan éclôt pendant qu'il est encore dans les conduits génitaux de son parent et se distingue par la présence d'une remarquable queue filiforme. Sur la face dorsale est un appareil perforant provisoire en forme de papille conique. Le corps est déjà enveloppé

(*) A, vue de face de l'embryon aplati à un stade précoce de la segmentation. — B, vue de profil d'un embryon un peu plus avancé en coupe optique. — C, embryon aplati à la fin de la segmentation. — D, embryon au commencement du stade gastrula. — E, embryon dont le blastopore est réduit à une simple fente. — F, embryon vermiforme après la division du tube digestif en œsophage et portion glandulaire. — *m*, bouche. — *ep*, épiblaste. — *hy*, hypoblaste. — *me*, mésoblaste. — *œ*, œsophage. — *bl.p*, blastopore.

d'une cuticule solide. A cet état, la larve quitte son parent et l'hôte de celui-ci, et mène quelque temps une existence libre dans l'eau. Sa métamorphose est décrite plus loin (1).

Les œufs des Oxyurides parasites des Insectes prennent, selon Galeb (n° 386), à la fin de la segmentation, la forme d'une blastosphère. Il se forme alors par délamination une couche interne. On ne voit pas bien à quels organes cette couche interne donne naissance, puisque le tube digestif tout entier est décrit comme dérivant de deux bourgeons qui se forment aux extrémités opposées du corps et s'accroissent vers l'intérieur jusqu'à se rencontrer.

Organes génitaux. — L'étude du développement des organes génitaux des Nématodes a conduit à quelques résultats intéressants. Dans les deux sexes, les organes génitaux dérivent (Schneider, n° 390) d'une seule cellule. Cette cellule s'allonge et ses noyaux se multiplient. Après avoir pris une forme un peu columnaire, elle se divise en une couche de revêtement superficielle et une portion axiale.

Chez la femelle, la couche superficielle ne se développe d'une manière distincte que dans la partie moyenne de la colonne. Dans le cours de la suite du développement, les deux extrémités de la colonne deviennent les extrémités aveugles de l'ovaire et le tissu axial qu'elles contiennent forme le tissu germinatif de protoplasma nucléé. La couche superficielle donne naissance à l'épithélium de l'utérus et de l'oviducte. Le tissu germinatif qui est d'abord continu s'interrompt dans la partie moyenne (où la couche superficielle donne naissance à l'utérus et à l'oviducte) et se limite aux deux extrémités aveugles du tube.

Chez le mâle, la couche superficielle qui produit l'épithélium du canal déférent se forme seulement à l'extrémité postérieure de la colonne originelle. Sous les autres rapports, le développement a lieu comme chez la femelle.

Gordiacés. — L'œuf du *Gordius* subit une segmentation régulière. D'après Villot (n° 391), il forme à la fin de la segmentation une morula qui se divise en deux feuillets par délamination. L'embryon est d'abord sphérique, mais devient bientôt allongé.

La tête se forme par une invagination à l'extrémité antérieure. Elle consiste en une portion basilaire armée de trois couronnes de stylets, et une trompe conique armée de trois grands stylets. Lorsque la larve devient libre, la tête s'évagine tout en restant rétractile. Vers le moment où l'em-

(1) Chez la *Trichina spiralis*, la segmentation est régulière et aboutit à la formation d'une sphère blastodermique qui s'aplatit bientôt en une plaque comme chez le *Cucullanus*. La gastrula se forme de la même manière que dans cette espèce, mais le blastopore se ferme entièrement et la bouche apparaît plus tard comme une dépression de l'épiblaste, dans le renflement céphalique claviforme de l'embryon, qui se met en rapport avec le mésentéron (J. Chatin, *Développement de l'ovule de la Trichine spirale.* (*Mémoires de la Société de biologie*, 1881) (*Trad.*)

bryon éclot il se forme un tube digestif complet avec un orifice oral à l'extrémité de la trompe, et un orifice anal, ventral et subterminal. Il se divise en œsophage et estomac, et une grosse glande s'ouvre dans sa cavité à la base de la trompe.

Le corps présente de nombreux plis transversaux qui lui donnent une apparence annelée.

Métamorphose et histoire biologique.

Nématodes. — Bien que beaucoup de Nématodes aient une existence libre et une histoire biologique simple, le plus grand nombre des genres connus sont cependant parasites et subissent une métamorphose plus ou moins compliquée (1). D'après les caractères de cette métamorphose, on peut les diviser en deux groupes (qui ne correspondent aucunement aux divisions naturelles), savoir, ceux qui ont un seul hôte et ceux qui ont deux hôtes. Chacune de ces divisions principales peut encore se subdiviser en deux.

Dans le premier groupe à hôte unique, les cas les plus simples sont ceux où le parasite sexué adulte pond ses œufs dans le tube digestif de son hôte d'où ils sont transportés à l'extérieur. L'embryon, encore dans l'œuf, s'il rencontre une chaleur et une humidité suffisantes, complète son développement jusqu'à un certain point et, s'il est alors avalé par un individu de l'espèce chez laquelle il est parasite à l'état adulte, il est mis en liberté sa coque se dissolvant sous l'action du suc gastrique et se développe directement en la forme sexuée.

Leuckart a établi expérimentalement cette métamorphose dans le cas du *Trichocephalus affinis*, de l'*Oxyurus ambigua* et de l'*Heterakis vermicularis*. Les Oxyurides de la Blatte et de l'Hydrophile ont une histoire biologique semblable (Galeb, n° 386) et il est presque certain que la métamorphose des parasites humains, *Ascaris lumbricoïdes* et *Oxyurus vermicularis*, est de cette nature.

Une métamorphose un peu plus compliquée est commune dans les genres *Ascaris* et *Strongylus*. Dans ces cas, la coque de l'œuf est mince et l'embryon devient libre en dehors du corps de l'hôte et mène pendant une période plus ou moins longue une existence indépendante dans l'eau et la terre humide. Pendant cette période il augmente de taille et quoique non sexué ressemble d'ordinaire beaucoup à la forme adulte du genre *Rhabditis*, genre libre d'une manière permanente. Dans quelques cas, la larve libre devient parasite d'un Mollusque d'eau douce, mais sans pour cela subir aucune modification. Elle pénètre enfin dans le tube digestif de son hôte propre et y devient sexuée.

(1) Les faits suivants sont surtout empruntés au magnifique traité de Leuckart (n° 388).

Comme exemples de cette forme de développement étudiée par Leuckart on peut mentionner le *Dochmius trigonocephalus*, parasite du Chien, et l'*Ascaris acuminata* de la Grenouille. Le *Dochmius duodenale*, parasite de l'homme, subit la même métamorphose que le *D. trigonocephalus*.

Une remarquable modification de ce type de métamorphose se rencontre chez l'*Ascaris* (*Rhabdonema*) *nigrovenosa*, qui à son état de complet développement est parasite des poumons de la Grenouille (Metschnikoff ; Leuckart, n° 388). Les embryons traversent les premiers stades de leur développement dans le corps du parent. Ils ont la forme typique du *Rhabditis*, et après la naissance passent dans le rectum de la Grenouille. De là ils arrivent à l'extérieur, et vivant alors ou dans la terre humide, ou dans les fèces de la Grenouille, se développent en une forme sexuée, mais sont beaucoup plus petits qu'à l'état adulte. Les sexes sont distincts, et les mâles se distinguent des femelles par leur plus petite taille, leur queue plus courte et plus arrondie, et leur corps plus grêle. Les femelles ont des ovaires pairs avec un très petit nombre d'œufs, mais le testicule du mâle est impair. La fécondation a lieu de la manière ordinaire, et à l'été, il se développe dans chaque femelle environ quatre embryons qui brisent bientôt leurs capsules ovulaires et deviennent libres dans l'utérus. L'activité de leurs mouvements détermine bientôt la rupture de la paroi de l'utérus, et ils arrivent dans la cavité générale. Les viscères de la mère se réduisent à une substance finement granuleuse servant à l'alimentation des jeunes qui continuent à vivre renfermés dans le tégument maternel. Les larves finissent cependant par devenir libres et quoique différant sous beaucoup de rapports du parent qui leur a donné naissance, ont cependant la forme de *Rhabditis*. Elles vivent dans l'eau ou dans la boue, et quelquefois deviennent parasites des Gastéropodes aquatiques ; jamais cependant elles ne subissent des transformations importantes à moins d'être enfin avalées par une Grenouille. Elles pénètrent alors par la trachée dans les poumons, et là se développent rapidement en la forme adulte. On n'a pas trouvé de mâles dans les poumons de la Grenouille, mais il a été montré par Schneider (n° 390) que les prétendues femelles sont en réalité hermaphrodites, la même glande donnant à la fois naissance aux spermatozoïdes et aux œufs ; les spermatozoïdes se développent les premiers (1). Le trait le plus remarquable de cette histoire biologique est le fait qu'au stade correspondant à l'état larvaire libre des formes précédentes, les larves de cette espèce deviennent sexuées et donnent naissance à une seconde génération larvaire libre qui se développe en la forme adulte en redevenant parasite dans l'hôte originel. Elle constitue un cas un peu exceptionnel d'hétérogamie dans le sens donné à ce mot dans l'introduction.

Parmi les Nématodes qui n'ont qu'un seul hôte se range un curieux parasite du blé. Cette forme appelée *Anguillula scandens* habite à l'état adulte les épis de blé dans lesquels elle pond ses œufs. Après l'éclosion, les larves s'enkystent, mais deviennent libres à la mort de la plante. Elles habitent alors la terre humide, mais finissent par arriver aux épis du jeune blé où elles atteignent leur maturité sexuée.

(1) Leuckart ne paraît pas être édifié sur l'hermaphrodisme de ces formes, et maintient qu'il est tout à fait possible que les œufs puissent se développer par parthénogenèse.

Le second groupe des Nématodes parasites à deux hôtes peut se subdiviser en deux groupes suivant que la larve a une existence libre avant de pénétrer dans son premier hôte ou hôte intermédiaire ou bien y arrive lorsqu'elle est encore dans l'œuf. Dans la plupart des cas les formes larvaires vivent dans des capsules de tissu conjonctif spéciales ou sont quelquefois libres dans les tissus de leurs hôtes intermédiaires, mais les adultes, comme dans les cas des autres Nématodes parasites, habitent le tube digestif.

L'histoire biologique du *Spiroptera obtusa* peut être citée comme exemple de Nématode à deux hôtes chez lequel l'embryon est porté dans l'hôte intermédiaire pendant qu'il est encore dans l'œuf. L'adulte de cette forme est parasite de la Souris, et les œufs sortent du tube digestif avec les matières fécales, et peuvent se rencontrer fréquemment dans les granges, etc. Si un de ces œufs est mangé par un Ver de farine (larve de *Tenebrio*), il passe dans la cavité générale de cette larve et y subit la suite de son développement. Au bout d'environ cinq semaines, il s'enkyste entre les corps adipeux du Ver de farine. Il subit alors une mue, et si le Ver de farine avec ses parasites vient à être mangé par une Souris, les parasites sortent de leur kyste et se développent en la forme sexuée.

Comme exemples d'histoires biologiques dans lesquelles un état libre intervient avant le parasitisme chez l'hôte intermédiaire, on peut choisir le *Cucullanus elegans* et le *Dracunculus*. Le *Cucullanus elegans* adulte est parasite du tube digestif de la Perche et d'autres Poissons d'eau douce. C'est une forme vivipare, et les jeunes après la naissance tombent dans l'eau. Puis ils deviennent parasites du Cyclope pénétrant par la bouche dans le tube digestif, et de là dans la cavité générale. Ils subissent bientôt une mue dans le cours de laquelle l'œsophage se divise en un pharynx musculeux et un véritable œsophage glandulaire. Puis ils augmentent rapidement de longueur et à une seconde mue acquièrent une cavité buccale en forme de gobelet se rapprochant de celle de l'adulte. Ils ne s'enkystent pas. Le développement du Ver ne va pas plus loin tant qu'il reste dans le Cyclope, mais si le Cyclope vient à être avalé par une Perche, le Ver subit une nouvelle mue et atteint rapidement la maturité sexuelle.

Les observations de Fedschenko sur le *Dracunculus medinensis* (1) qui est parasite du tissu conjonctif sous-cutané de l'Homme, sembleraient montrer qu'il subit une métamorphose très semblable à celle du *Cucullanus*. Il y a en outre une ressemblance frappante entre les larves des deux formes. Les larves du *Dracunculus* tombent dans l'eau, et là pénètrent dans la cavité générale d'un Cyclope en perçant le tégument mou entre les anneaux à la face ventrale du corps. Dans la cavité générale, les larves subissent une mue et continuent leur développement, mais sans dépasser un certain point quelque longtemps qu'elles restent dans le Cyclope. La suite de leur histoire est inconnue, mais probablement que l'hôte suivant est l'Homme chez lequel la larve arrive à maturité. A l'état adulte on ne connaît que des femel-

(1) Voy. D. P. Mason, On the development of *Filaria sanguinis hominis* (*Journal of the Linnean Society*, XIV, n° 75).

les de *Dracunculus*, et divers auteurs ont émis l'opinion que ces femelles apparentes seraient en réalité hermaphrodites comme l'*Ascaris nigrovenosa*, chez lequel les organes mâles arrivent à maturité avant les organes femelles.

Un autre très remarquable parasite de l'Homme appartenant au même groupe que le *Dracunculus* est le *Filaria sanguinis hominis* ou *Filaria Bancrofti* (1). La forme sexuée est dans les climats chauds parasite dans les tissus de l'Homme, et produit des multitudes de larves qui passent dans le sang et sont quelquefois rejetées avec l'urine. Les larves n'achèvent pas leur développement dans le sang, et ne tardent pas à mourir si elles ne sont pas transportées dans un hôte intermédiaire. Quelques faits, à peine suffisants il est vrai, ont été mis en avant pour prouver que, si le sang d'un malade infesté de ce parasite est sucé par un Moustique, les larves achèvent leur développement dans le tube digestif du Moustique, passent par un stade de repos plus ou moins complet, et enfin augmentent considérablement de volume, et à la mort du Moustique tombent dans l'eau. De l'eau, elles passent probablement directement ou indirectement dans l'intestin de l'Homme, et de là elles se fraient un chemin dans les tissus où elles sont parasites et atteignent la maturité sexuelle.

La fameuse *Trichina spiralis* a une histoire biologique différente de celle des autres Nématodes connus, bien qu'il ne soit guère possible de douter que cette forme doive être rangée sous le rapport de son histoire biologique avec les formes les dernières décrites. Le trait propre de l'histoire de la Trichine est que les embryons mis en liberté dans le tube digestif en traversent les parois, pénètrent dans le tissu musculaire et s'y enkystent, mais d'une manière générale ne sortent pas du tube digestif d'un hôte pour s'enkyster dans un hôte différent. Il arrive souvent cependant que cette migration a lieu d'une manière accidentelle, et l'histoire biologique de la *Trichina spiralis* devient alors presque identique à celle de quelques-unes des formes du troisième type. La Trichine est parasite chez l'Homme, et chez le Porc, et aussi chez le Rat, la Souris, le Chat, le Renard et d'autres formes qui s'en nourrissent. On a pu l'introduire artificiellement chez diverses espèces d'Herbivores (Lapin, Cochon d'Inde, Cheval) et même chez des Oiseaux.

La forme sexuée habite le tube digestif. La femelle est vivipare et produit des myriades d'embryons qui naissent dans le tube digestif de leur hôte, dont elles percent les parois et, suivant les lignes du tissu conjonctif, arrivent dans les muscles. Là les embryons qui sont nés dans un état très imparfait se développent rapidement, et enfin atteignent un état de repos dans un espace enveloppé par le sarcolemme. En dedans du sarcolemme se développe pour chaque larve (1) un kyste résistant qui après quelques mois se calcifie ; et après l'atrophie du sarcolemme s'entoure d'une enveloppe de tissu conjonctif. La larve peut vivre dans son kyste un grand nombre d'années, jusqu'à dix ans et plus, sans subir aucun développement, mais si la chair infectée est à la fin mangée par une espèce convenable (par exemple la chair du cochon par l'Homme), l'état de repos de la larve cesse et la maturité sexuelle est atteinte dans le tube digestif du nouvel hôte.

(1) Ou quelquefois pour un groupe de larves. On en a observé jusqu'à sept dans le même kyste (J. Chatin) (*Trad.*).

Gordiacés. — La larve libre du *Gordius* déjà décrite pénètre d'ordinaire dans une larve de Chironome où elle s'enkyste. Le Chironome étant mangé par un poisson (*Phoxinus lævis* ou *Cobitis barbatula*) (Villot, n° 39), la larve pénètre dans la paroi de l'intestin du second hôte, s'y enkyste de nouveau et y reste quelque temps à l'état de repos. Enfin, au printemps, elle sort de son kyste et arrive dans l'intestin d'où elle sort avec les fæces. Arrivée au dehors elle subit une métamorphose graduelle dans le cours de laquelle elle perd sa structure annelée, et son armature céphalique, s'allonge, acquiert son cordon nerveux ventral et avec le développement des organes génitaux perd la plus grande partie de son tube digestif (1).

On a souvent trouvé de jeunes exemplaires de *Gordius* dans divers Insectes carnivores terrestres, mais la signification de ce fait n'est pas encore élucidée.

(383) O. Bütschli. Entwicklungsgeschichte d. *Cucullanus elegans* (*Zeit. f. wiss. Zool.*, XXVI, 1876).

(384) T. S. Cobbold. *Entozoa*. Londres, Groombridge and Son, 1864.

(385) T. S. Cobbold. *Parasites: A Treatise on the Entozoa of Man and Animals*. Londres, Churchill, 1879.

(386) O. Galeb. Organisation et développement des Oxyuridés, etc. (*Archives de Zool. expér. et génér.*, VII. 1878).

(387) R. Leuckart. *Untersuchungen üb. Trichina spiralis*. 2e édit. Leipzig, 1866.

(388) R. Leuckart. *Die menschlichen Parasiten*, II. 1876.

(389) H. A. Pagenstecher. *Die Trichinen nach Versuchen dargestellt*. Leipzig, 1865.

(390) A. Schneider. *Monographie d. Nematoden*. Berlin, 1866.

(391) A. Villot. Monographie des Dragoneaux (Gordiacés) (*Archives de Zool. expé. et gén.*, III. 1874).

ACANTHOCÉPHALES

Les Acanthocéphales semblent être toujours vivipares. Au moment de la fécondation, l'œuf est une cellule nue, et il subit à cet état les premières phases de la segmentation.

La segmentation est inégale (Leuckart, n° 393), mais il n'a pas été bien établi s'il y a ou non une gastrula épibolique.

Avant que la segmentation ne soit achevée, il se forme autour de l'œuf des membranes protectrices épaisses qui sont d'ordinaire au nombre de trois, la moyenne étant la plus forte. Après la segmentation les cellules centrales de l'œuf se fusionnent pour donner naissance à une masse granuleuse; les cellules périphériques forment un peu plus tard un syncytium plus transparent. A l'extrémité antérieure de l'embryon apparaît une cuticule superficielle portant en avant une couronne de crochets.

L'embryon est alors rejeté de dl'intestin e l'hôte vertébré dans lequel vit son parent avec les excréments. Puis il est avalé par un hôte invertébré (2).

(1) Villot a depuis modifié sa description originelle et admet maintenant que la larve n'habite qu'un seul hôte, Amphibien, Poisson ou Insecte. Elle s'enkyste dans ces hôtes, mais plus tard vit en liberté dans leur tube digestif et enfin passe à l'extérieur.

(2) L'*Echinorhynchus proteus*, qui à l'état adulte est parasite d'un grand nombre de Poissons d'eau douce, passe son état larvaire dans la cavité générale du *Gammarus pulex*. L'*Ech. angustatus* parasite de la Perche se rencontre à l'état larvaire dans la cavité générale de l'*Asellus aquaticus*. L'*Ech. gigas*, parasite du Porc d'après Schneider (n° 394), passe sa vie larvaire chez les Vers blancs.

Dans l'intestin de l'hôte invertébré, la larve se débarrasse de ses membranes, et se montre avec une forme allongée un peu conique, se terminant antérieurement par un disque oblique tourné légèrement vers la face ventrale et armé de crochets. Entre ce disque et la masse granuleuse déjà décrite comme formée par les cellules centrales de l'embryon est un corps solide assez visible. Leuckart suppose que ce corps peut représenter un pharynx rudimentaire sans fonction, tandis que la masse granuleuse est à son avis un intestin également rudimentaire et sans fonction. La paroi du corps est formée d'une couche interne semi-fluide, entourant l'intestin rudimentaire s'il est tel, et d'une couche externe plus solide située immédiatement en dedans de la cuticule.

L'Echinorhynque adulte se forme dans le corps de la larve par un remarquable processus de développement, et le tégument est la seule partie de la larve qui passe à l'adulte.

Chez l'*Echinorhyncus proteus*, la larve reste mobile pendant la formation de l'adulte, mais chez d'autres formes la métamorphose a lieu pendant une période de repos.

Les organes de l'adulte se différencient aux dépens d'une masse de cellules qui paraît être un produit de la masse granuleuse centrale de l'embryon, et est appelée par Leuckart le noyau embryonnaire. Le noyau embryonnaire se divise en quatre groupes de cellules disposés en série linéaire dont l'avant-dernier est le plus gros, et se différencie de très bonne heure en une couche périphérique et une masse centrale formée de deux corps distincts. La couche périphérique de ce segment s'étend en avant et en arrière, et embrasse les autres segments à l'exception de l'extrémité antérieure du premier qui reste à découvert. L'enveloppe ainsi formée donne naissance au mésoblaste splanchnique, et au mésoblaste somatique du Ver adulte. Des quatre groupes de cellules qu'elle entoure, l'antérieur donne naissance à la trompe, le suivant au ganglion nerveux le troisième formé de deux corps aux organes génitaux pairs, et le quatrième aux conduits génitaux. Cet ensemble complexe s'allonge rapidement, et en même temps la membrane d'enveloppe se clive en deux couches, dont l'externe forme la paroi musculaire du corps (mésoblaste somatique), et l'interne la gaine musculaire de la trompe et l'organe appelé ligament génital qui enveloppe les organes génitaux. La couche interne peut être appelée mésoblaste splanchnique malgré l'absence d'intestin. La cavité située entre les deux couches du mésoblaste forme la cavité générale.

Les différentes parties de l'adulte continuent à se différencier à mesure que l'ensemble augmente de dimensions. Les masses génitales montrent de très bonne heure des traces de différenciation en testicules et ovaires. Chez le mâle, les deux masses génitales restent sphériques, mais chez la femelle elles s'allongent : le rudiment des conduits génitaux se divise dans les deux sexes en trois sections. Les transformations les plus remarquables sont cependant celles que subit le rudiment de la trompe.

A son intérieur il se forme une cavité, mais la paroi qui limite l'extrémité antérieure de cette cavité disparaît bientôt. Pendant ce temps le corps de l'adulte remplit complètement le tégument de la larve auquel il se fixe bientôt. Puis le rudiment creux de la trompe se retourne et forme à l'extré-

mité du corps une papille immédiatement adjacente au tégument larvaire. Cette papille avec le tégument larvaire qui la recouvre constitue la trompe permanente. La cuticule larvaire originelle est rejetée ou à ce moment ou plus tôt et il se développe une nouvelle cuticule. Les crochets de la trompe sont formés par des cellules de la papille qui se développent au travers du tégument larvaire en protubérances coniques et se coiffent à leur sommet d'un crochet chitineux. Le reste du tégument larvaire forme la peau de l'adulte et plus tard développe dans sa couche la plus profonde le singulier plexus vasculaire si caractéristique des Acanthocéphales. Les appendices antérieurs ovales de la couche subépithéliale de l'adulte appelés lemnisques sont des expansions du tégument larvaire.

L'Echinorhynque, après l'achèvement de ces transformations, a en réalité atteint l'état adulte, mais chez la femelle les ovaires subissent à cette période des changements remarquables en ce qu'ils se fragmentent en un grand nombre de masses sphériques qui sont situées dans la lumière des ligaments génitaux et pénètrent aussi dans la cavité générale.

Le jeune Echinorhynque n'atteint la maturité sexuelle qu'après être arrivé chez son hôte permanent qui se nourrit de son hôte larvaire.

(392) R. Greeff. Untersuchungen ü. d. Bau u. Entwicklung des *Echin. miliarius* (*Archiv f. Naturgesch.* 1864).

(393) R. Leuckart. *Die menschlichen Parasiten*. II, p. 801 et seq. 1876.

(394) Ad. Schneider. Ueb. d. Bau d. Acanthocephalen (*Archiv f. Anat. u. Phys.* 1868).

(395) G. R. Wagener. *Beiträge z. Entwicklungsgeschichte d. Eingeweidewürmer*. Haarlem, 1865.

CHAPITRE XVII

TRACHÉATES

PROTOTRACHÉATES.

Les remarquables observations de Moseley (n° 396) sur le *Peripatus capensis* ont mis en lumière d'une manière incontestable les affinités

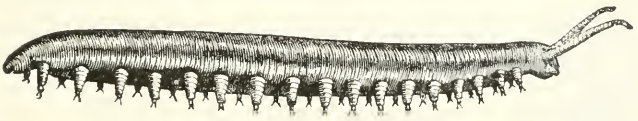


Fig. 184. — *Peripatus capensis* adulte. Grandeur naturelle (emprunté à Moseley).

de cette forme avec les Arthropodes trachéates; et ses nombreux caractères primitifs tels que la distribution uniforme des orifices tra-

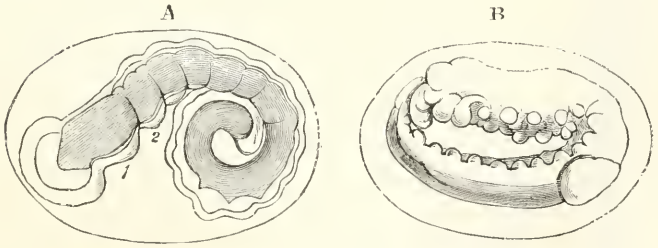


Fig. 185. — Deux stades de développement du *Peripatus capensis* (d'après Moseley) (*).

chéens, la segmentation incomplète des membres, la divergence des cordons nerveux ventraux à ganglions imparfaitement différenciés, et les néphridia (organes segmentaires) (1), donneraient à son embryo-

(1) F. M. Balfour. On certain points in the Anatomy of *Peripatus capensis* (*Quart. Journ. of micr. Science*, XIX. 1879).

(*) A, stade le plus jeune observé, avant l'apparition des pattes. — B, stade plus avancé, après le développement des pattes et des antennes. — Les deux figures représentent la larve comme elle se montre dans l'œuf. — 1 et 2, premier et second appendices post-oraux.

logie un intérêt tout particulier. Malheureusement, Moseley n'a pas pu, faute de matériaux, étudier le développement d'une manière aussi complète que l'anatomie. L'embryon le plus jeune qu'il ait observé était déjà en partie segmenté d'une manière distincte et enroulé dans l'œuf (fig. 185 A). Les lobes procéphaliques ressemblent d'une manière générale à ceux des Arthropodes, et diffèrent du lobe préoral des Chétopodes et des Discophores ; ils ne sont pas séparés par une constriction transversale des segments suivants. Les trois feuillets embryonnaires sont différenciés, et l'intérieur est rempli d'une masse brunâtre, le reste du vitellus qui est probablement enfermé dans une paroi intestinale distincte et présente des lobes correspondant à la segmentation du corps. L'invagination buccale n'existe pas et seulement deux paires de légères saillies représentent les rudiments des deux appendices post-oraux antérieurs.

La paire unique d'antennes se forme au stade suivant et ensuite les autres appendices post-oraux qui se développent successivement d'avant en arrière un peu plus tard que les segments auxquels ils appartiennent.

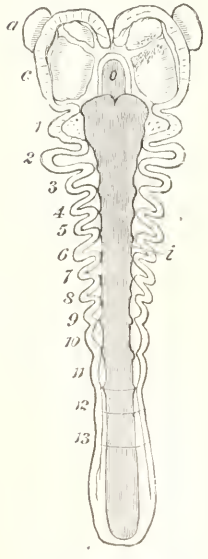


Fig. 186. — Embryon de *Peripatus capensis* un peu plus âgé que celui représenté en A dans la figure 185, déroulé (d'après Moseley) (*).

La partie postérieure de l'embryon se déroule et l'embryon tout entier est plié en deux dans l'œuf (fig. 185 B).

La bouche apparaît comme un orifice en forme de fente entre les lobes procéphaliques et au-dessous d'eux ; de chaque côté et un peu en arrière d'elle se développe un appendice, la première paire postorale (fig. 186, 1), tandis qu'en avant et en arrière se forment les lèvres supérieure et inférieure. Ces deux appendices se tournent ensuite en dedans vers la bouche, et leurs bases sont peu à peu enveloppées par deux processus de la région procéphalique (fig. 187, *m*). L'ensemble de ces organes prend part à la formation d'une sorte de cavité buccale secondaire qui à une période postérieure se complète par la coalescence au-dessus de la bouche des processus de la région procéphalique qui recouvrent le labre et s'étendent en arrière jusque près de l'origine de la seconde paire d'appendices post-oraux.

Les antennes deviennent de bonne heure articulées et de nouveaux articles continuent à s'y ajouter pendant toute la vie embryonnaire ; chez l'adulte, il y a en tout trente articles. Il me semble probable (bien

(*) *a*, antenne. — *o*, bouche. — *i*, intestin. — *c*, lobe procéphalique. — 1, 2, 3, etc., appendices post-oraux.

que M. Moseley adopte l'opinion contraire), d'après le développement tardif des processus pairs des lobes procéphaliques qui donnent naissance à la lèvre circulaire de l'adulte, que ce ne sont pas de véritables appendices. La paire qui suit les antennes est par conséquent la première paire post-orale. C'est la seule paire d'appendices qui soit en rapport avec la bouche. A leurs extrémités il se forme une paire de griffes semblables à celles des pattes ambulatoires (fig. 188). Les appendices de la paire suivante qui sont les plus grands de l'embryon sont les papilles orales. Elles sont surtout remarquables parce qu'elles contiennent les canaux des glandes de la glaire qui s'ouvrent à leur base. Elles sont dépourvues de griffes. Les appendices suivants se divisent incomplètement en cinq articles; deux griffes se forment comme des revêtements cuticulaires des papilles dans des poches du tégument aux extrémités des articles terminaux.

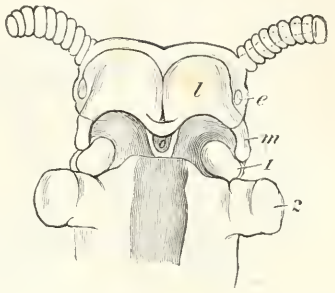


Fig. 187. — Tête d'un embryon de *Peripatus* à un stade avancé du développement vue par la face ventrale (*).

J'ai pu faire quelques observations sur la structure interne des embryons, sur des spécimens qui m'ont été fournis par M. Moseley. Ces observations sont limitées à quelques stades, l'un un peu antérieur, deux autres un peu postérieurs à celui de l'embryon représenté dans la figure 185 B. L'épiblaste est formé d'une couche de cellules columnaires épaisse de deux rangées de cellules à la face ventrale excepté sur la ligne médiane où se voit une gouttière très nette et où l'épiblaste est beaucoup plus mince (fig. 189).

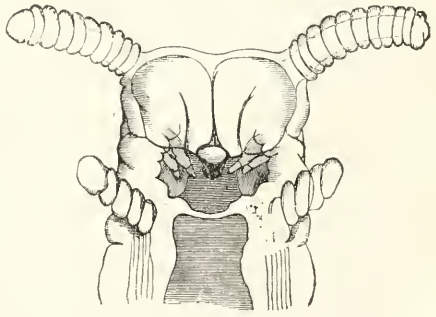


Fig. 188. — Tête d'un embryon de *Peripatus* (emprunté à Moseley) (**).

Les cordons ventraux se forment comme deux épaississements épiblastiques indépendants; dans mon plus jeune stade ces cordons sont à peine séparés de l'épiblaste, mais dans les stades plus avancés sont tout à fait indépendants (fig 189, *v. n*), et en partie entourés par le mésoblaste.

(*) Epaississement de l'épiblaste du lobe procéphalique pour former le ganglion sus-œsophagien. — *l*, *m*, processus du lobe procéphalique s'étendant au-dessus du premier appendice post-oral. — *o*, bouche. — *e*, œil. — 1 et 2, première et seconde paires d'appendices post-oraux.

(**) La figure montre les mandibules et près d'elles les invaginations épiblastiques qui se développent en ganglions sus-œsophagiens. Les antennes, la cavité buccale et les papilles orales sont aussi représentées.

Les ganglions sus-œsophagiens se forment comme des épaississements de l'épiblaste du côté ventral des lobes procéphaliques, en avant du stomodæum. On les voit en *l*, dans la figure 187. Les épaississements des deux côtés sont d'abord indépendants. A une période un peu plus avancée, l'épiblaste s'invagine dans chacun de ces lobes. Les orifices de ces invaginations s'étendent de la cavité orale en avant, on les voit dans la figure 188 (1). Leurs orifices se ferment et les parois des invaginations constituent une grande partie des ganglions sus-œsophagiens de l'embryon.

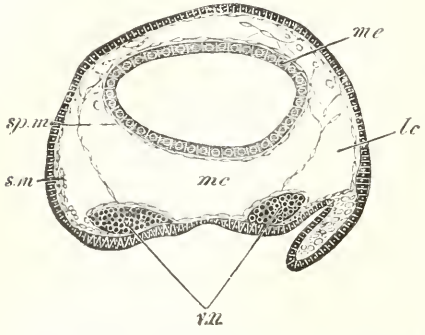


Fig. 189. — Coupe du tronc d'un embryon de *Peripatus*. L'embryon auquel est empruntée la préparation est un peu plus jeune que celui représenté dans la figure (*).

Des invaginations épiblastiques semblables prennent part à la formation des ganglions sus-œsophagiens des autres Trachéates. Elles sont décrites plus loin pour les Insectes, les Araignées et les Scorpions. La position des ganglions sus-œsophagiens à la face ventrale des lobes procéphaliques est la même que chez les autres Trachéates.

Le mésoblaste est formé chez les plus jeunes de mes embryons de cellules éparses dans l'espace assez vaste qui sépare le mésentéron de l'épiblaste. Il y a deux bandes mésoblastiques distinctes du côté externe des cordons nerveux. Dans les stades plus avancés, le mésoblaste se divise en lames somatique et splanchnique distinctes, très minces l'une et l'autre ; mais les deux lames sont réunies par des tractus transversaux (fig. 189). Deux cloisons longitudinales spéciales divisent la cavité générale en trois compartiments, un médian (*mc*) contenant le mésentéron, et deux latéraux (*lc*) contenant les cordons nerveux. Cette division de la cavité générale persiste, comme je l'ai montré ailleurs, chez l'adulte. Une division semblable se rencontre chez quelques Chétopodes comme le *Polygordius*.

Je n'ai pas pu reconnaître une division du mésoblaste en somites, et je suis persuadé qu'il n'en est pas ainsi dans les stades que j'ai observés.

La cavité générale se prolonge dans les membres comme chez les embryons des Myriapodes, des Araignées, etc.

Dans le lobe procéphalique est une section bien développée de la cavité générale qui est située au-dessus et en avant du rudiment des ganglions sus-œsophagiens.

Le tube digestif est formé d'un mésentéron (fig. 189), d'un stomodæum et d'un proctodæum. La paroi du mésentéron est formée dans les stades que

(1) Cette figure est empruntée à Moseley. Les invaginations épiblastiques sont représentées très exactement, et quoiqu'il n'en fasse pas mention dans le texte du mémoire, Moseley me fait savoir qu'il a depuis longtemps reconnu les homologies de ces replis avec ceux de divers autres Trachéates.

(*) *sp.m*, mésoblaste splanchnique. — *s.m.* mésoblaste somatique. — *mc*. chambre médiane de la cavité générale. — *lc*, chambre latérale. — *v.n.* cordon nerveux ventral. — *me*, mésentéron.

j'ai observés par une seule couche de cellules avec particules vitellines et entoure une lumière sans vitellus. L'extension en avant du mésentéron est remarquable.

Le stomodæum au premier stade est une simple fossette qui rejoint le mésentéron, mais ne s'ouvre pas dans sa cavité. Au stade postérieur, l'orifice externe de la fossette est compliqué par les formations déjà décrites. Le proctodæum est une fossette médiocrement profonde située près de l'extrémité postérieure du corps.

L'existence d'un système trachéen (1) est en elle-même presque suffisante pour démontrer les affinités du *Peripatus* avec les Trachéates, malgré la présence des nephridia. Les caractères embryologiques des lobes procéphaliques, des membres et des griffes mettent cette conclusion au-dessus de toute discussion. Si le lecteur compare la figure du *Peripatus* avec celle d'un embryon de Scorpion (fig. 214 A) ou d'Araignée (fig. 218 C), ou mieux encore avec les figures données par Metschnikoff (n° 399, pl. XXI, fig. 11) il pourra s'édifier sur ce point.

Les homologies des appendices antérieurs ne sont pas très faciles à déterminer, mais comme il ne me paraît pas y avoir de faits suffisants pour prouver l'avortement d'aucun des appendices antérieurs, on peut provisoirement regarder les premiers appendices post-oraux entourés par les lèvres comme équivalents aux mandibules et les papilles orales à la première paire de mâchoires, etc. Moseley émet quelques doutes sur les homologies des appendices et hésite à considérer les papilles orales comme équivalentes aux deuxièmes paires de mâchoires (parce qu'elles portent les orifices des glandes muqueuses qu'il compare aux glandes sétigères des Chenilles), ou aux griffes venimeuses (quatrième appendice post-oral) des Chilognates (à cause des glandes à venin qu'il considère comme pouvant être les homologues des glandes muqueuses).

Les arguments en faveur de l'une ou de l'autre de ces vues ne me paraissent pas concluants. Il y a chez les Trachéates des glandes qui s'ouvrent dans diverses paires d'appendices antérieurs telles que les glandes venimeuses dans les chélicères (mandibules) des Araignées et chez les Insectes ; il semble exister une glande appartenant à la première paire de mâchoires qui pourrait être comparée à la glande muqueuse du Péripate. Pour les raisons déjà énoncées, je ne considère pas les processus des lobes céphaliques qui forment les lèvres comme une paire de véritables appendices.

(396) H. N. Moseley. On the Structure and Development of *Peripatus capensis*. *Phil. Trans.* CLXIV, 1874.

(1) Les spécimens montrant les trachées que je dois à Moseley d'avoir eu entre les mains suffisent pour ne laisser aucun doute dans mon esprit sur l'exactitude générale de sa description du système trachéen.

MYRIAPODES (1).

Chilognathes. — Les premiers stades du développement des Chilognathes ont été observés par Metschnikoff et Stecker, mais leurs descriptions sont si contradictoires qu'il est presque impossible de les concilier.

D'après Metschnikoff qui a observé les quatre espèces suivantes : *Strongylosoma Guerinii*, *Polydesmus complanatus*, *Polyxenus lagurus* et *Iulus Moneletei*, la segmentation est d'abord régulière et complète, mais lorsque les segments sont encore assez gros, la segmentation régulière fait place à l'apparition à divers points de la surface de nombreuses petites cellules qui forment un blastoderme continu.

Le blastoderme s'épaissit à la face ventrale et forme ainsi une plaque ventrale (2).

(1) I. **Chilognathes** (Millipèdes).
II. **Chilopodes** (Centipèdes).

(2) Les observations de Stecker (n° 400) ont été faites sur les œufs de l'*Iulus fasciatus*, de l'*Iulus fœtidus*, du *Craspedosoma marmoratum*, du *Polydesmus complanatus* et du *Strongylosoma pallipes* et, quoique faites par la méthode des coupes, laissent encore quelques points très obscurs et ne me paraissent pas mériter beaucoup de confiance. Les deux espèces d'*Iulus* et le *Craspedosoma* ont, selon Stecker, un développement presque identique. L'œuf avant la segmentation est constitué par deux substances, une substance protoplasmique centrale et une substance deutoplastique périphérique. Il se divise d'abord en deux segments égaux, et, en même temps, une partie du protoplasma central se porte à la surface comme deux segments fluides clairs. L'œuf se compose ainsi de deux segments vitellins et de deux segments protoplasmiques. Puis les deux premiers se divisent en quatre et il se produit deux nouveaux segments protoplasmiques. Les quatre segments protoplasmiques constituent alors le pôle animal ou supérieur de l'œuf et occupent la position de la future plaque ventrale. Les segments vitellins forment le pôle inférieur qui est cependant *dorsal* par rapport au futur animal. Les segments protoplasmiques se multiplient par division régulière et se disposent en trois rangées dont les deux externes s'étendent rapidement au-dessus des segments vitellins. Une vaste cavité de segmentation existe dans l'intérieur de l'œuf.

Il paraîtrait, d'après la description de Stecker, que les segments vitellins (hypoblaste) s'invaginent ensuite régulièrement de façon à entourer une cavité gastrique ouverte à l'extérieur par un blastopore; mais il est difficile de croire qu'une gastrula typique telle que celle représentée par Stecker ait réellement place dans le cycle du développement des Chilognathes.

Le mésoblaste est dit dériver principalement de l'épiblaste. Ce feuillet dans la région de la future plaque ventrale se réduit à deux rangées de cellules dont l'interne par la division de ses éléments donne naissance au mésoblaste. Le développement du *Polydesmus* et du *Strongylosoma* ne diffère pas beaucoup de celui de l'*Iulus*. Le protoplasma occupe dès l'abord une position superficielle au pôle supérieur. La segmentation commence au pôle inférieur où le vitellus nutritif est surtout présent! La gastrula est semblable à celle de l'*Iulus*. Le mésoblaste se forme chez le *Polydesmus* comme une couche de cellules séparée de l'épiblaste, mais chez le *Strongylosoma* comme un produit des lèvres du blastopore. Stecker, malgré tout ce qu'il dit dans son mémoire de l'origine épiblastique du mésoblaste, conclut à la fin en disant que les deux feuillets germinatifs primaires ont part à la formation du mésoblaste qui apparaît par un processus de division cellulaire endogène!

On peut remarquer que la fermeture du blastopore a lieu, d'après Stecker, du côté dorsal de l'embryon.

Les sources de renseignements les plus importantes pour l'embryologie générale des Chilognathes sont les mémoires de Newport (n° 397) et de Metschnikoff (n° 398). Le développement du *Strongylosoma* peut être pris comme exemple typique pour le groupe ; et l'exposé qui suit s'applique, à moins d'indication contraire, à l'espèce de *Strongylosoma* observée par Metschnikoff.

Après la segmentation et la formation des feuillets, la première formation observable est un sillon transversal dans l'épaississement de l'épiblaste, à la face ventrale de l'embryon. Ce sillon se creuse rapidement et détermine une courbure ventrale de l'embryon (fig. 190 A, *x*)

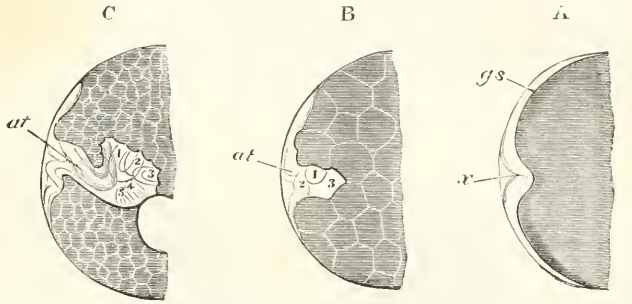


Fig. 190. — Trois stades du développement du *Strongylosoma Guerinii* (d'après Metschnikoff) (*).

qui apparaît beaucoup plus tard chez l'*Iulus* que chez le *Strongylosoma* et le *Polyxenus*. Une paire d'appendices qui deviennent les antennes apparaît peu après la formation du sillon transversal, et les trois paires d'appendices suivantes se montrent bientôt successivement. Toutes ces parties se forment dans la portion repliée de l'épaississement ventral du blastoderme (fig. 190 B). L'épaississement ventral s'est creusé pendant ce temps d'un sillon longitudinal, mais il n'a pas été déterminé si ce sillon est en rapport avec la formation du système nerveux, ou s'il est équivalent au sillon mésoblastique des Insectes et en rapport avec la formation du mésoblaste. Peu après l'apparition des trois paires d'appendices postérieures aux antennes, il s'en ajoute deux nouvelles paires et en même temps se forment les invaginations orale et anale (fig. 190 C). En avant de l'orifice oral se développe une lèvre supérieure. La partie préorale de la plaque ventrale se développe en les lobes procéphaliques bilobés, dont l'épiblaste a principalement pour rôle de former les ganglions sus-œsophagiens. Le changement le plus important qui a lieu ensuite est la segmentation du

(*) A, embryon du onzième jour avec commencement de la flexion ventrale (*x*). — B, embryon avec trois paires d'appendices post-oraux. — C, embryon avec cinq paires d'appendices post-oraux. — *gs*, plaque ventrale. — *at*, antennes. — 1-5, appendices post-oraux. — *x*, point de flexion de la plaque ventrale.

corps de l'embryon (fig. 191 A), dont le trait le plus essentiel est la division du mésoblaste en somites. Les segments se forment successivement d'avant en arrière et s'étendent bientôt à la région postérieure aux appendices. Avec l'apparition de la segmentation, les appendices commencent à prendre leur forme permanente. Les deux paires antérieures d'appendices post-oraux deviennent les mâchoires et la partie de l'embryon qui les porte ainsi que les antennes se sépare du tronc pour former la tête. Les trois paires suivantes s'allongent et prennent une forme adaptée à la locomotion. En arrière des trois paires de membres existantes, s'en développent trois nouvelles paires *dont les deux antérieures appartiennent à un seul segment primitif*. Pendant ces transformations des appendices, l'embryon subit une mue d'où résulte l'existence d'une membrane cuticulaire dans la membrane ovulaire unique (chorion de Metschnikoff). Sur cette cuticule se déve-

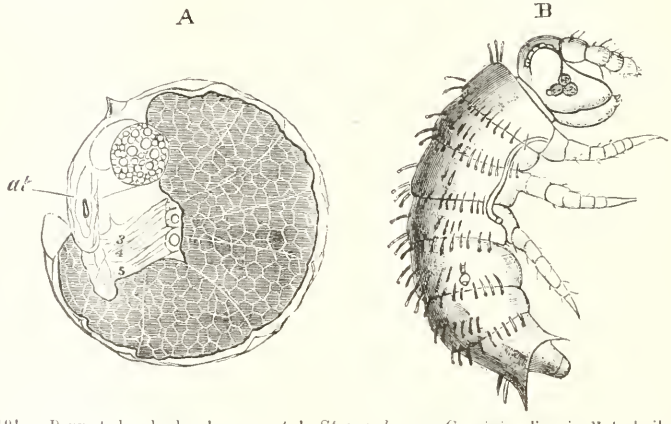


Fig. 191. — Deux stades du développement du *Strongylosoma Guerinii* d'après Metschnikoff) (*).

loppe une papille dentiforme dont le rôle est d'aider à l'éclosion de l'embryon (fig. 191 A).

Chez le *Polyxenus* il existe une membrane cuticulaire comme chez le *Strongylosoma*, mais elle ne porte pas de saillie dentiforme. Dans la même forme, des cellules amœboïdes se séparent de bonne heure du blastoderme. Ces cellules ont été comparées aux membranes embryonnaires des Insectes décrites plus loin.

Chez l'*Iulus*, il existe au moment de l'éclosion *deux* membranes cuticulaires, l'interne est très développée et entoure l'embryon après l'éclosion. Après s'être débarrassé du chorion, l'embryon d'*Iulus* y reste rattaché par une membrane sans structure qui est probablement l'externe des deux membranes cuticulaires.

* A, embryon du dix-septième jour déjà segmenté. — B, embryon aussitôt après l'éclosion.

Lorsque l'embryon du *Strongylosoma* éclôt (fig. 191 B), il paraît exister neuf segments post-céphaliques. Le second ne semble pas (d'après la figure de Metschnikoff, 191 B) porter une paire d'appendices ; le troisième et le quatrième sont pourvus chacun d'une seule paire de membres fonctionnels ; le cinquième porte deux paires de membres rudimentaires qui sont enveloppés dans un seul sac et non visibles sans préparation et par conséquent non représentés dans la figure. Le sixième segment a une seule paire d'appendices, mais il s'en développe plus tard une seconde (1).

L'*Iulus*, au moment où il quitte le chorion, est imparfaitement segmenté, mais est pourvu d'antennes, de mandibules et de mâchoires et de sept paires de membres dont les trois premières sont beaucoup plus développées que les autres. La segmentation s'établit bientôt nettement et la tête devient distincte du tronc ; chacun des trois segments antérieurs du tronc porte une seule paire de membres très visible (Metschnikoff) (2). Chacun des segments suivants portera deux paires d'appendices. Au moment où la cuticule embryonnaire interne est rejetée, la larve paraît être hexapode comme le jeune *Strongylosoma*, mais il y a en réalité quatre paires d'appendices rudimentaires en arrière des trois paires fonctionnelles. La dernière se montre seulement à la surface après la première mue post-embryonnaire. Le *Pauropus* (Lubbock) est hexapode à l'état jeune. A la mue suivante il acquiert en plus deux paires d'appendices et une nouvelle paire apparaît dans la suite à chaque mue.

Il paraît y avoir huit segments post-oraux chez l'*Iulus* au moment de l'éclosion. D'après Newport, de nouveaux segments se forment pendant la vie post-embryonnaire, dérivant d'un blastème situé entre le pénultième et l'anté-pénultième anneaux. Ils apparaissent par groupes de six aux mues successives jusqu'à ce qu'ils aient atteint le nombre définitif. Un état hexapode fonctionnel mais non réel paraît être d'une manière générale caractéristique des Chilognathes au moment de l'éclosion.

Le caractère anatomique le plus intéressant des Chilognathes est le caractère de duplicité de leurs segments (les pattes à l'exception des trois ou quatre premières ou davantage), les systèmes circulatoire, respiratoire et nerveux montrent cette particularité. Les observations de Newport et de Metschnikoff n'ont pas jeté autant de lumière qu'on

(1) Bien que la larve en apparence hexapode du *Strongylosoma* et d'autres Chilognathes ait une ressemblance frappante avec quelques larves d'insectes, il n'est possible d'établir entre eux aucune comparaison réelle, même en admettant que les trois appendices fonctionnels sont homologues dans les deux groupes, parce que l'embryologie prouve clairement que l'insecte hexapode est dérivé d'un ancêtre à appendices nombreux par l'atrophie de ces appendices et non d'une forme larvaire hexapode avant le développement du nombre complet des appendices de l'adulte.

(2) Newport dit cependant qu'il existe une paire de membres sur le premier, le second et le quatrième segments post-oraux, mais que le troisième segment est apode, et cela est sans aucun doute le cas de l'adulte.

aurait pu l'espérer, sur la nature des segments doubles, mais il paraît probable qu'ils ne dérivent pas de la fusion de deux segments primitivement distincts, mais d'une division postérieure incomplète de chacun des segments primitifs en deux dont chacun acquiert une série complète d'organes.

Chilopodes. — Jusqu'à présent on n'a étudié le développement que d'un seul type de Chilopodes, le *Geophilus*. La plupart des formes pondent leurs œufs, mais la Scolopendre est vivipare. La segmentation paraît ressembler à celle des Chilognathes et, lorsqu'elle est achevée, il existe un blastoderme entourant une masse centrale de cellules vitellines. Le blastoderme s'épaissit bientôt dans la région ventrale. Il se divise en nombreux segments qui continuent à se former successivement aux dépens de la partie postérieure non segmentée. Les antennes sont les premiers appendices qui apparaissent et sont bien développées après l'ap-

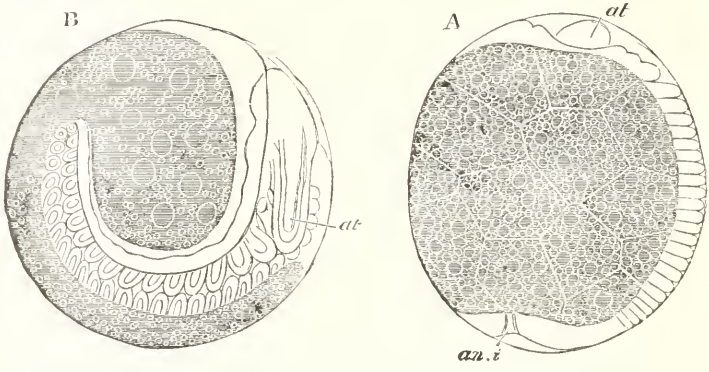


Fig. 192. — Deux stades du développement du *Geophilus* (d'après Metschnikoff) (*).

parition des dix-huit premiers segments (fig. 192 A). Les appendices post-oraux se forment un peu plus tard et successivement d'avant en arrière. Comme l'embryon s'allonge et que de nouveaux segments continuent à se former, sa partie postérieure se recourbe vis-à-vis de la face ventrale de la partie antérieure et acquiert un aspect semblable à celui de beaucoup d'embryons de Crustacés (fig. 192 B). Il se forme de quarante à cinquante segments pendant que l'embryon est encore dans l'œuf. Les appendices restent longtemps inarticulés. Le quatrième appendice post-oral qui devient le crochet venimeux se reconnaît de bonne heure à sa plus grande dimension; il se forme sur le troisième anneau post-oral une épine temporaire destinée à crever la membrane de l'œuf.

Il ne semble pas, d'après les figures que donne Metschnikoff du *Geophilus*, qu'aucun des segments antérieurs soit dépourvu d'appendices, et

(*) A, embryon du dix-septième jour déjà segmenté. — B, embryon aussitôt après l'éclosion.

il est très problable que Newport s'est trompé en supposant que l'embryon a un segment sans appendices en arrière de celui qui porte les crochets venimeux et qu'il se fusionne avec celui-ci. Il me paraît aussi assez douteux que la troisième paire d'appendices post-oraux, c'est-à-dire ceux situés en avant des crochets venimeux, puissent être considérés comme faisant partie de la plaque basilaire. La plaque basilaire est en réalité le segment des crochets venimeux et peut se fusionner plus ou moins complètement avec les segments situés en avant et en arrière de lui, et ce dernier ne porte quelquefois pas une paire d'appendices (*Lithobius*, *Scutigera*).

Le Géophile au moment de la naissance a une forme arrondie comme celle des Chilognathes.

Le jeune du *Lithobius* naît avec seulement six paires de membres.

Observations générales sur les homologies des appendices des Myriapodes.

La principale difficulté sous ce rapport est l'homologie de la troisième paire d'appendices post-oraux.

Chez les Chilognathes adultes, il existe en arrière des mandibules une plaque quadrilobée qui est d'ordinaire regardée comme représentant deux paires d'appendices, c'est-à-dire la première et la seconde paire de mâchoires des Insectes. Les observations de Metschnikoff semblent cependant montrer que cette plaque ne représente qu'une seule paire d'appendices qui correspond évidemment à la première paire de mâchoires des Insectes. La paire d'appendices située immédiatement en arrière de cette plaque est ambulatoire mais tournée vers la tête ; elle est chez l'embryon la première des trois paires de pattes fonctionnelles avec lesquelles la larve est née. Est-elle équivalente à la seconde paire de mâchoires des Insectes, ou à la première paire de pattes de ces animaux? En faveur de la première opinion sont les faits : 1° que chez les embryons des Insectes, la seconde paire de mâchoires ressemble quelquefois plus aux pattes que les mâchoires vraies, de sorte que l'on peut supposer que chez les Chilognathes un état ambulatoire primitif de la troisième paire d'appendices a été conservé ; 2° que si l'on adoptait la seconde alternative, il faudrait supposer la disparition d'une paire d'appendices et que si les Insectes descendent de formes rattachées aux Myriapodes, il serait surprenant de trouver toujours chez les premiers une paire d'appendices absente chez les derniers. Les arguments que l'on peut faire valoir en faveur de l'opinion contraire ne me paraissent pas avoir beaucoup de valeur, de sorte que l'on peut admettre provisoirement l'homologie des appendices en question avec la seconde paire de mâchoires.

La troisième paire d'appendices post-oraux des Chilopodes peut probablement aussi être considérée comme équivalente aux mâchoires, bien qu'elle ait la forme de pattes et ne soit pas rattachée à la tête. Le tableau suivant montre les homologies probables des appendices.

SEGMENTS.	CHILOGNATHES (*Strongylosoma* au moment de la naissance.)	CHILOPODES (*Scolopendra* adulte.)
Région préorale.	Antennes.	Antennes.
1er segment post-oral.	Mandibules.	Mandibules.
2e » »	Premières mâchoires (plaque quadrilobée chez l'adulte, mais une seule paire d'appendices chez l'embryon).	Premières mâchoires. Palpe et partie médiane bilobées.
3e » » Probablement équivalent au segment qui porte la 2e paire de mâchoires chez les Insectes.	1re paire de pattes ambulatoires.	Appendices en forme de pattes avec parties basilaires en contact.
4e segment post-oral.	(?) Apode.	Crochets venimeux.
5e » »	2e paire de pattes ambulatoires.	1re paire de pattes ambulatoires.
6e » «	3e » »	2e » »
» »	4e et 5e » » (rudimentaires).	3e « »
8e » »	6e » » (la 7e paire se développe plus tard dans ce segment).	4e « »
9e » »	Apode.	5e » »
10e » »	Dernier segment de l'embryon.	6e » »

Les feuillets germinatifs et la formation des organes.

Le développement des organes et l'origine des feuillets germinatifs chez les Myriapodes sont imparfaitement connus : les Myriapodes paraissent cependant être très semblables aux Insectes dans cette partie de leur développement et la question générale des feuillets sera traitée plus complètement à propos de ce groupe.

La plus grande partie du blastoderme donne naissance à l'épiblaste qui fournit la peau, le système nerveux, le système trachéen, le stomodæum et le proctodæum.

Le mésoblaste apparaît en rapport avec l'épaississement ventral du blastoderme, mais les détails de sa formation ne sont pas connus. Metschnikoff décrit un sillon longitudinal qui apparaît de très bonne heure chez le *Strongylosoma* et qui est peut-être équivalent au sillon mésoblastique des Insectes et ainsi en rapport avec la formation du mésoblaste.

Le mésoblaste se divise en une série de corps en forme de protovertèbres, les somites mésoblastiques, dont les cavités forment la cavité générale et les parois, les muscles et probablement le cœur. Ils se prolongent (Metschnikoff) dans les pattes, mais les prolongements se séparent plus tard des masses principales. Le mésoblaste splanchnique se forme, d'après Metschnikoff, indépendamment des somites, mais ce point demande de nouvelles observations.

L'origine de l'hypoblaste reste incertaine, mais il est probable qu'il dérive en grande partie au moins des segments vitellins. Chez les Chilognathes, le mésentéron se forme dans l'intérieur de la masse des segments vitellins de sorte que les segments vitellins qui ne prennent pas part à la formation du tube digestif, sont libres dans la cavité générale. Les Chilopodes contrastent fortement avec les Chilognathes pour les relations des segments vitellins avec le tube digestif, puisque la plus grande partie du vitellus est chez eux contenue dans le mésentéron. Le mésentéron est d'abord un sac clos, mais il finit par entrer en communication avec le stomodæum et le proctodæum. Les tubes de Malpighi sont des diverticules de l'extrémité aveugle du dernier.

(397) G. Newport. On the Organs of Reproduction and Development of the Myriapoda. (*Philosophical Transactions*, 1841.)

(398) E. Metschnikoff. Embryologie der doppeltfüssigen Myriapoden (Chilognatha). (*Zeit. f. wiss. Zool.*, XXIV. 1875).

(399) E. Metschnikoff. Embryologisches über *Geophilus* (*Zeit. f. wiss. Zool.*, XXV. 1875).

(400) Anton Stecker. Die Anlage d. Keimblatter bei den Diplopoden (*Archiv f. mik. Anatomie*, XIV. 1877.)

INSECTES (1).

La formation des feuillets embryonnaires chez les Insectes n'a pas

(1)

I. Aptères.....	1. Collembola. 2. Thysanoures.
II. Orthoptères...	10. O. vrais (*Blatta*, *Locusta*, etc.). 20. O. pseudonévroptères (*Termes*, *Ephemera*, *Libellula*).
III. Hémiptères....	1. H. hétéroptères (*Cimex*, *Notonecta*, etc.). 2. H. homoptères (*Aphis*, *Cicada*, etc.). 3. H. parasites (*Pediculus*, etc.).
IV. Diptères.....	1. D. vrais (*Musca*, *Tipula*, etc.). 2. D. aphaniptères (*Pulex*, etc.). 3. D. pupipares (*Braula*, etc.).
V. Névroptères...	1. N. planipennes (*Myrmeleon*, etc.). 2. N. trichoptères (*Phryganea*, etc.).
VI. Coléoptères.	

été suivie en détail dans un grand nombre de types (1) ; mais, comme dans tant d'autres cas, quelques-unes des études les plus complètes que nous possédions sont dues à Kowalevsky (n° 416). Le développement de l'Hydrophile a été observé par lui plus complètement qu'aucune autre forme et servira de type de comparaison avec les autres formes.

La segmentation n'a pas été suivie, mais appartient sans aucun doute au type centrolécithe (Voy. p. 99-108). Lorsqu'elle est terminée, il existe une couche cellulaire uniforme entourant une masse vitelline centrale. Ces cellules, dans le premier stade observé, étaient plates du côté dorsal, mais columnaires sur une partie de la surface ventrale de l'œuf où elles forment un épaississement que l'on peut appeler *plaque ventrale*. A la partie postérieure de la plaque ventrale apparaissent deux plis séparés par un sillon. Ils forment un organe auquel on peut donner le nom de *gouttière germinative* (fig. 193, A, *gg*). Les cellules qui forment le plancher de la gouttière sont beaucoup plus allongées que celles des autres parties du blastoderme (fig. 194, A). Les deux plis qui la limitent se rapprochent peu à peu d'abord à l'extrémité postérieure, puis dans la région médiane, d'où le rapprochement s'étend graduellement en arrière et en avant (fig. 193, B et C).

VII. Lépidoptères.

VIII. Hyménoptères.
1. H. aculéés (*Apis*, *Formica*, etc.).
2. H. entomophages (*Ichneumon*, *Platygaster*, etc.).
3. H. phytophages (*Tenthredo*, *Sirex*, etc.).

(1) La segmentation et la formation du blastoderme ont été récemment étudiées par Bobretzky (*) chez les Lépidoptères (*Porthesia chrysorrhœa*, *Pieris cratægi*) et par Weismann (**) chez les Cynipides (*Rhodites rosæ*, *Biorhiza aptera*), le *Chironomus* et la Taupe-Grillon. La segmentation est toujours centrolécithe et le premier noyau de segmentation se divise dans la profondeur du vitellus en un certain nombre de noyaux qui chez le *Gryllotalpa* et les Lépidoptères observés par Bobretzky s'entourent de protoplasma et constituent de véritables cellules dont le plus grand nombre se portent ensuite à la surface et y forment une couche continue, le blastoderme ; quelques-uns restent dans le vitellus et constituent les cellules vitellines (Voy. p. 380). Chez le *Chironomus* au contraire, où avant le début de la segmentation et la formation des globules polaires, car cet Insecte en possède, il s'est différencié à la périphérie de l'œuf une couche de protoplasma dépourvu de granulations vitellines (écorce plasmique de Weissmann), les noyaux produits par la division du premier noyau de segmentation émigrent dans cette couche et lui empruntent leur corps cellulaire. Enfin chez le *Rhodites rosæ*, le premier noyau de segmentation se divise d'abord en deux noyaux qui vont se placer aux deux pôles de l'œuf et sont appelés les noyaux polaires. Le noyau polaire postérieur se divise seul en un grand nombre de noyaux qui se portent tous à la surface et y constituent une couche de balles vitellines qui prennent peu à peu le caractère de cellules et se multiplient pour former le blastoderme. A ce moment le noyau polaire antérieur s'enfonce dans le vitellus et s'y subdivise à son tour pour former les noyaux des cellules vitellines. Il en est probablement de même chez le *Biorhiza*, mais, comme le noyau polaire antérieur commence à se diviser avant la formation du blastoderme, il n'est pas possible de s'en assurer par l'observation directe (*Trad.*).

(*) Bobretzky. Ueber die Bildung des Blastoderms und der Keimblätter bei den Insecten (*Zeit. f. wiss. Zool.*, XXXI. 1878).

(**) Weissmann. Beiträge zur Kenntniss der ersten Entwicklung. Vorgänge im Insectenei (*Beiträge. Z. Anat. u. Embryol. als festgabe J. Henle dargebracht von seinen Schülern*. Bonn. 1882).

Dans les parties médiane et postérieure de la plaque ventrale, la gouttière se transforme par la coalescence des plis (fig. 195, A, *gg*) en un ca-

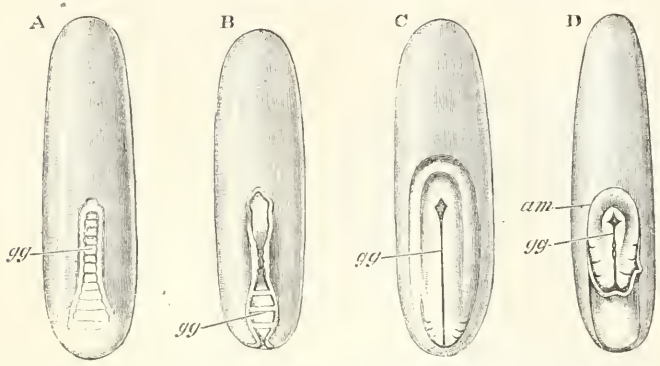


Fig. 193. — Quatre embryons d'*Hydrophilus piceus* vus par la face ventrale (d'après Kowalevsky) (*).

nal dont la cavité centrale disparaît bientôt tandis qu'en même temps les cellules de la paroi se divisent, s'arrondissent et forment une couche définie (*me*), le mésoblaste, au-dessous des cellules columnaires de la surface. En avant le processus est un peu différent, bien que conduisant de même à la formation du mésoblaste (fig. 194, B). Le plancher plan de la gouttière se transforme directement en le mésoblaste, mais la gouttière elle-même ne prend jamais la forme d'un canal. Les deux plis se réunissent simplement et forment une couche superficielle continue.

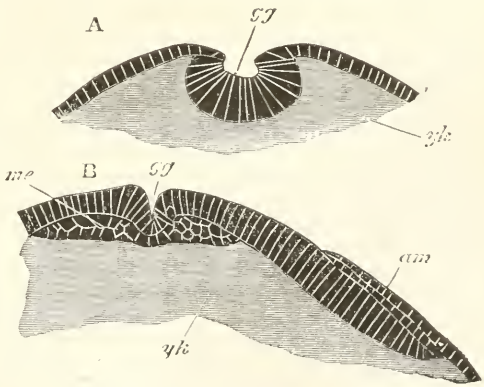


Fig. 194. — Deux coupes transversales de l'embryon de l'*Hydrophilus piceus* (d'après Kowalevsky) (**).

Pendant les derniers stades du processus qui vient d'être décrit, des formations remarquables éminemment caractéristiques des Insectes ont fait leur apparition. Ces formations sont des membranes ou enveloppes embryonnaires qui présentent dans leur mode de formation et

(*) L'extrémité antérieure est en haut. — *gg*, gouttière germinative. — *am*, amnios.

(**) A, coupe d'un embryon au stade représenté dans la figure 189, B, au point où les deux plis germinatifs sont le plus rapprochés.

B, coupe d'un embryon un peu plus avancé que dans la figure 189, D, dans la région antérieure où l'amnios ne s'est pas complètement refermé au-dessus de l'embryon. — *gg*, gouttière germinative. — *me*, mésoblaste. — *am*, amnios. — *yk*, vitellus.

dans leur disposition une similitude surprenante avec le vrai et le faux amnios des Vertébrés. Elles apparaissent autour du bord de l'aire germinative comme un double repli du blastoderme qui s'avance au-dessus de la plaque ventrale d'arrière en avant de la même manière que l'amnios, par exemple, chez le Poulet. Les replis, à leur origine, sont vus de face dans la figure 193, D, *am*, et en coupe sur la fig. 194, B, *am*. Les replis finissent par se rencontrer, se souder (fig. 195, *am*) et donnent naissance à deux membranes recouvrant la plaque ventrale, une interne en continuité avec le bord de la plaque ventrale et une externe en continuité avec le reste du blastoderme. Il est commode d'appliquer à ces membranes la nomenclature des Vertébrés. La lame interne du repli sera par conséquent appelée l'*amnios* et la lame externe, comprenant la partie dorsale du blastoderme, l'*enveloppe séreuse* (1). Il suffit de considérer le mode de formation des membranes ou de jeter un coup d'œil sur les figures qui le représentent pour voir que le vitellus peut passer librement entre l'amnios et l'enveloppe séreuse (Voy. fig. 198). Cela a lieu en effet à l'extrémité postérieure de l'embryon, de sorte que la plaque ventrale recouverte par l'amnios paraît être complètement enfouie dans le vitellus : partout ailleurs les deux membranes sont en contact. La plaque ventrale n'occupe d'abord (fig. 193) qu'une faible portion de la surface ventrale de l'œuf, mais pendant les changements qui viennent d'être décrits, elle s'étend sur toute la surface ventrale et même un peu sur la surface dorsale tant en avant qu'en arrière. Elle est en même temps divisée par l'apparition d'une série de lignes transversales (fig. 196) en segments qui se multiplient et finalement atteignent le nombre de dix-sept, non compris la portion la plus antérieure qui donne naissance à deux prolongements latéraux les deux lobes procéphaliques (*pc. l*). Les phénomènes décrits jusqu'ici sont

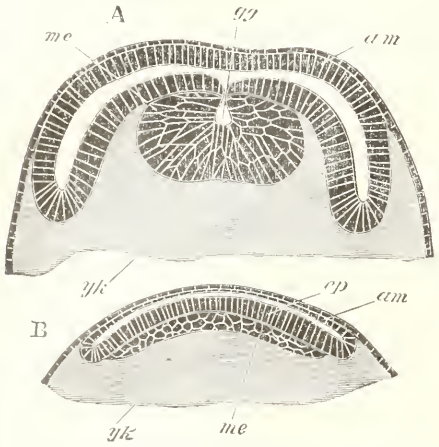


Fig. 195. — Coupes de deux embryons d'*Hydrophilus piceus* (d'après Kowalevsky) (*).

(1) La nomenclature inverse est employée assez malheureusement par Metschnikoff.

(*) A, coupe de la partie postérieure de l'embryon (fig. 189, D), montrant l'amnios complètement fermé et la gouttière germinative.

B, coupe d'un embryon plus avancé dans lequel le mésoblaste s'est étendu en une couche continue au-dessous de l'épiblaste. — *gg*, gouttière germinative. — *am*, amnios. — *yk*, vitellus. — *ep*, épiblaste.

compris dans ce que Kowalevsky appelle sa première période embryonnaire ; à la fin de cette période, les parties contenues dans le chorion ont la disposition que montre la figure 195, B. Tout le corps de l'embryon est formé par la plaque ventrale et ne comprend aucune partie de l'amnios ou de l'enveloppe séreuse.

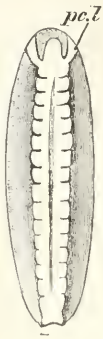


Fig. 196. — Embryon d'*Hydrophilus piceus* vu par la face ventrale (d'après Kowalevsky) (*).

L'histoire générale des stades suivants peut se résumer brièvement.

Les appendices apparaissent comme de très petits rudiments à la fin du dernier stade, mais deviennent bientôt beaucoup plus saillants (fig. 197, A). Ils sont formés par des prolongements des deux feuillets et apparaissent à peu près simultanément. Il y en a en tout huit paires d'appendices. Les appendices antérieurs ou antennes (*at*) naissent des lobes procéphaliques et les autres appendices des segments suivants. La dernière paire d'appendices embryonnaires qui disparaît de très bonne heure se forme en arrière de la troisième paire des futurs membres thoraciques. Des invaginations épiblastiques paires qui se montrent comme des fossettes dans les segments postérieurs dans la fig. 197, A, donnent naissance aux trachées. Le système nerveux est formé par deux épaississements latéraux de l'épiblaste, un de chaque côté de la ligne médiane ventrale. Ces épaississements finissent par se séparer de la peau qui, entre eux, s'invagine sur la ligne médiane (fig. 206, C). Les deux bandes nerveuses sont en avant en continuité avec les ganglions sus-œsophagiens qui sont formés par l'épiblaste des lobes procéphaliques. Ces plaques s'étendent peu à peu autour du côté dorsal de l'embryon et immédiatement en arrière d'elles apparaît une invagination buccale en avant de laquelle se développe une lèvre inférieure (fig. 197, *ls*). Un proctodæum se forme à l'extrémité postérieure du corps un peu plus tard que le stomodæum. Les cellules mésoblastiques se divisent

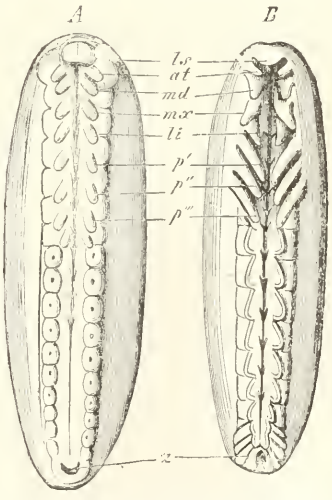


Fig. 197. — Deux stades du développement de l'*Hydrophilus piceus* (emprunté à Gegenbaur, d'après Kowalevsky) (**).

(*) *pc.l*, lobe procéphalique.

(**) *l*, labre. — *at*, antenne. — *md*, mandibule. — *mx*, mâchoire de la première paire. — *li*, mâchoire de la deuxième paire. — *p'*, *p''*, *p'''*, pattes. — *a*, anus.

en deux bandes, une de chaque côté de la ligne médiane (fig. 206, A) et se clivent en lames somatique et splanchnique. La masse vitelline centrale vers le stade représenté dans la figure 196 commence à se fragmenter en sphères vitellines. L'hypoblaste se forme d'abord du côté ventral à la jonction du mésoblaste et du vitellus et s'étend peu à peu pour former un mésentéron en forme de sac enveloppant le vitellus (fig. 202, *al*). L'amnios et la membrane séreuse conservent quelque temps leur constitution primitive mais deviennent peu à peu plus minces à la face ventrale où elles paraissent finir par se rompre. La plus grande partie en disparaît, mais l'enveloppe séreuse joue dans la fermeture des parois dorsales un rôle qui n'est pas encore bien connu. Il est décrit à la page 379. Les lames mésoblastiques forment le cœur au point où elles se rejoignent sur la ligne médiane dorsale (fig. 202, C. *ht*). Le mésoblaste somatique donne naissance aux muscles et au tissu conjonctif, et le mésoblaste splanchnique à la partie musculaire de la paroi du tube digestif qui accompagne l'hypoblaste dans son développement autour du vitellus. Le proctodæum forme le rectum et les tubes de Malpighi (1), et le stomodæum, l'œsophage et le proventicule. Les deux portions épiblastiques du tube digestif finissent par entrer en communication avec le mésentéron.

Le développement de l'Hydrophile est un bon type du développement des Insectes en général, mais il est nécessaire de suivre avec un peu plus de détails l'histoire comparative des différentes parties qui ont été brièvement décrites pour ce type.

Les membranes embryonnaires et la formation des feuillets.

Tous les Insectes ont à la fin de la segmentation un blastoderme formé d'une seule couche de cellules entourant une masse vitelline centrale qui d'ordinaire contient des noyaux, et chez les Podurides se divise dans la segmentation ordinaire en cellules vitellines distinctes. La première formation définie est un épaississement du blastoderme qui constitue une plaque ventrale.

La plaque ventrale occupe des situations très différentes par rapport au vitellus dans les différents types. Chez la plupart des Diptères, des Hyménoptères et (?) des Névroptères (*Phryganea*) elle forme d'abord un épaississement qui occupe presque toute la surface ventrale de l'œuf et dans un grand nombre de cas s'étend par son accroissement postérieur non seulement sur toute la face ventrale mais sur une partie considérable de la face dorsale en apparence (*Chironomus*, *Simulia*, *Gryllotalpa*, etc.). Chez les Coléoptères, autant qu'on la connaît, elle commence par un épaississement moins étendu ou de la partie centrale (*Donacia*) ou de la partie postérieure (*Hydrophilus*)

(1) Ce fait n'a pas été démontré pour l'Hydrophile.

de la face ventrale et s'étend peu à peu dans les deux directions gagnant la face dorsale en arrière.

Membranes embryonnaires. — Dans la plupart des Insectes, il se développe des enveloppes embryonnaires comme celles de l'Hydrophile.

Le mode typique de formation de ces membranes est représenté diagrammaticalement dans la figure 198, A et B. Un repli du blastoderme

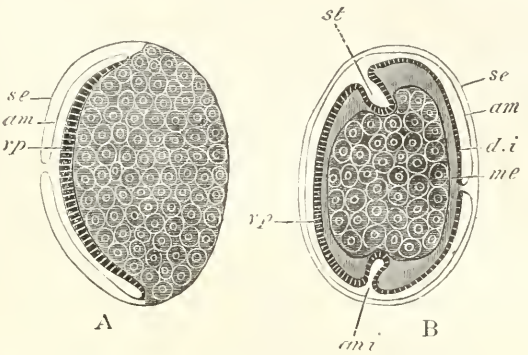


Fig. 198. — Coupes diagrammatiques longitudinales d'un embryon d'Insecte à deux stades différents pour montrer le développement des enveloppes embryonnaires (*).

apparaît autour du bord de la plaque ventrale, ce repli, comme le repli amniotique des Vertébrés supérieurs est formé de deux lames, une externe, la membrane séreuse et une interne, le véritable amnios (*am*). Les deux lames s'étendent de façon à recouvrir la plaque ventrale et enfin se rejoignent et entrent en coalescence de sorte que la plaque ventrale est recouverte d'une double membrane. En même temps (fig. 198, B) le point d'où naît le repli est reporté vers le dos par l'extension dorsale des bords de la plaque ventrale qui donnent naissance au tégument dorsal (*d. i*). Ce processus continue jusqu'à ce que la face dorsale tout entière soit recouverte par le tégument. L'amnios se sépare alors du tégument dorsal, et l'embryon est enveloppé de deux membranes, une interne, l'amnios, et une externe, la membrane séreuse. Dans la figure 198, B, l'embryon est représenté au stade qui précède immédiatement la fermeture de la face dorsale.

Après l'achèvement de ces transformations, l'amnios et la membrane

(*) En A, les replis amniotiques ne se sont pas complètement rencontrés de façon à recouvrir la plaque ventrale. Le vitellus est représenté comme divisé en cellules vitellines. En B, les côtés de la plaque ventrale se sont étendus de façon à compléter presque entièrement le tégument dorsal. Le mésentéron est représenté comme un sac clos rempli de cellules vitellines. — *am*, amnios. — *se*, enveloppe séreuse. — *vp*, plaque ventrale. — *d.i*, tégument dorsal. — *me*, mésentéron. — *st*, stomodæum. — *ani*, proctodæum.

séreuse sont l'un et l'autre très minces et difficiles à séparer. L'amnios paraît être résorbé d'ordinaire avant l'éclosion; mais à l'éclosion les deux membranes, si elles existent, sont ou résorbées ou déchirées et rejetées.

Ce mode de développement des enveloppes embryonnaires a été surtout établi par les recherches de Kowalevsky (n° 416) et de Graber (n° 412) pour divers Hyménoptères (*Apis*), Diptères (*Chironomus*), Lépidoptères et Coléoptères (*Melolontha*, *Lina*).

On connaît des variations considérables dans le développement des membranes d'enveloppe.

Lorsque le repli qui donne naissance aux membranes vient de se former, il y a, comme on le voit dans la figure 198, A, une communication parfaitement libre par laquelle le vitellus peut passer entre l'amnios et la membrane séreuse. Un tel passage du vitellus entre les deux membranes a lieu chez l'Hydrophile et la *Donacia* : chez les Lépidoptères, le vitellus s'introduit partout entre les membranes, de sorte que dans cette forme la plaque ventrale est dès l'abord enfouie dans le vitellus et enfin, lorsque le tégument dorsal est refermé, l'embryon est enfermé dans une enveloppe complète de vitellus situé entre l'amnios et la membrane séreuse. Pendant la formation du tégument dorsal le sac vitellin externe communique par un canal ombilical à situation dorsale avec la cavité vitelline située à l'intérieur du corps. Après la rupture de l'amnios, l'embryon se nourrit aux dépens du vitellus contenu dans le sac vitellin externe.

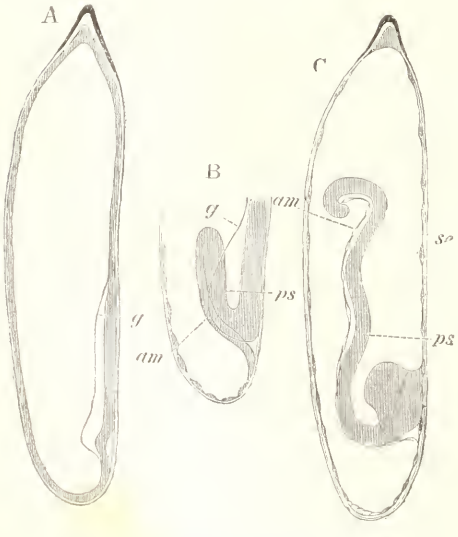


Fig. 195. — Trois stades du développement de l'embryon de *Calopteryx* (d'après Brandt) (*).

Chez les Hémiptères et les Libellulides, la plaque ventrale est aussi enfouie dans le vitellus, mais d'une manière un peu différente de celle des Lépidoptères qui ressemble davantage à une exagération de ce qui a lieu chez l'Hydrophile.

Chez les Libellulides (*Calopteryx*) il se forme d'abord (Brandt, n° 403) un petit épaississement ventral et postérieur du blastoderme peu étendu (fig. 199, A). La partie postérieure de cet épaississement se replie de façon à faire dans l'intérieur du vitellus une saillie (fig. 199, B) qui consiste en deux lames, une

(*) L'embryon est représenté dans la coque de l'œuf. — A, embryon avec plaque ventrale. B, commencement de l'involution de la plaque ventrale.
C, involution de la plaque ventrale achevée. — *ps*, plaque ventrale, — *g*, bord de la plaque ventrale. — *am*, amnios. — *se*, enveloppe séreuse.

antérieure et une postérieure, continues au sommet de l'invagination. La formation tout entière qui est complètement plongée dans le vitellus augmente rapidement de longueur et se dirige vers l'extrémité antérieure de l'œuf (fig. 199, C). La lame antérieure reste épaisse et donne naissance à la plaque ventrale (*ps*), la postérieure (*am*), au contraire, devient très mince et forme une enveloppe correspondant à l'amnios des types ordinaires. Le reste du blastoderme enveloppant le vilellus (*se*) forme l'homologue de la membrane séreuse des autres types. La face ventrale de la plaque ventrale est tournée du côté dorsal, si l'on conserve la nomenclature employée dans les cas ordinaires, et l'extrémité céphalique est située au point d'origine des replis.

L'histoire ultérieure du développement présente encore quelques particularités. L'amnios est d'abord (fig. 199, C) en continuité avec l'enveloppe séreuse seulement du côté postérieur de sorte que l'enveloppe séreuse ne forme pas un sac continu, mais a un orifice près de la tête de l'embryon. Chez les Hémiptères parasites cet orifice (Melnikow, n° 422) reste permanent et permet à l'embryon de se retourner après qu'il a atteint un certain stade du développement de sorte que le vitellus enfermé dans l'enveloppe continue formée par l'amnios et l'enveloppe séreuse constitue un sac vitellin à la face dorsale. Chez les Libellulides cependant et la plupart des Hémiptères, la soudure des deux parties de la membrane séreuse a lieu de la manière ordinaire de façon à la transformer en un sac complètement clos (fig. 200, A). Après la formation des appendices, une fusion a lieu entre l'amnios et l'enveloppe séreuse sur un espace étroit près de la tête de l'embryon. Au milieu de cette aire s'effectue une rupture et la tête de l'embryon puis le corps sortent peu à peu par le passage ainsi formé (fig. 200, B et C). L'embryon subit dans ce phénomène une rotation complète et est rétabli dans une position identique par rapport à la coque de l'œuf, à celle des embryons des autres ordres d'Insectes (fig. 200, C).

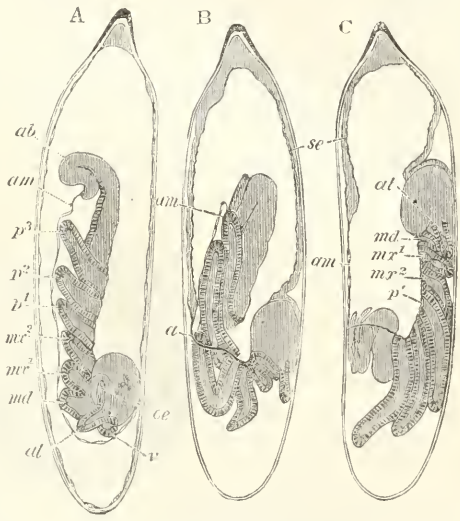


Fig. 200. — Trois stades du développement du *Calopteryx* (d'après Brandt) (*).

Comme les enveloppes embryonnaires se rompent au point où elles se sont soudées en une seule, le vitellus ne s'échappe pas, dans le cours du proces-

(*) L'embryon est représenté dans la coque de l'œuf. — B et C, montrent le retournement de l'embryon. — *se*, enveloppe séreuse. — *am*, amnios. — *ab*, abdomen. — *v*, extrémité antérieure de la tête. — *at*, antennes. — *md*, mandibule. — mx^1, mâchoire de la première paire. — mx^2, mâchoire de la deuxième paire. — p^1—p^3, les trois paires de pattes. — *a*, œsophage.

sus qui vient d'être décrit, mais est reporté à la face dorsale de l'embryon dans une sorte de sac vitellin formé des restes de l'amnios et de l'enveloppe séreuse. Les parois du sac vitellin ou prennent part à la formation des parois dorsales du corps, ou plus probablement sont rétractées dans l'intérieur du corps et enfermées par les parois dorsales développées aux dépens du bord de la plaque ventrale.

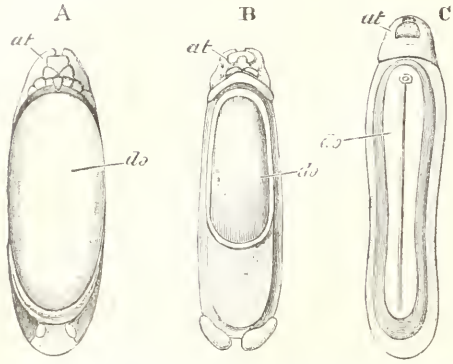


Fig. 201. — Trois stades larvaires de l'Hydrophile, vus par la face dorsale, montrant le recouvrement graduel de la face dorsale et la formation de l'organe dorsal particulier (*do*) (d'après Kowalevsky) (*).

Chez l'Hydrophile et probablement aussi chez les Phryganides il y a dans la fermeture de la face dorsale certaines particularités remarquables. Les observations les plus complètes à ce sujet ont été faites par Kowalevsky (n° 416), mais Dohrn

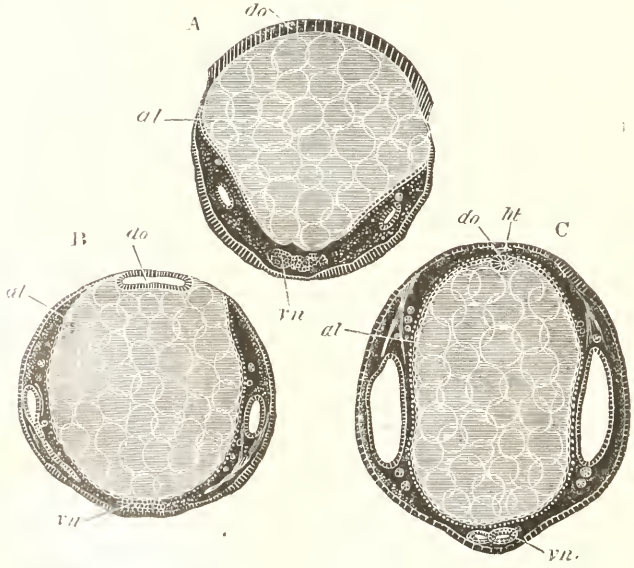


Fig. 202. — Trois coupes transversales d'embryons avancés d'Hydrophile (**).

n° 408) a, avec quelque probabilité, émis des doutes sur les interprétations

(*) *do*, organe dorsal. — *at*, antennes.

(**) A, coupe de la partie postérieure du corps au même âge que dans la figure 197, A. — B, coupe de l'embryon au même âge que la figure 197, C. — C, coupe d'un embryon un peu plus avancé. — *do*, plaque dorsale. — *vn*, chaîne nerveuse ventrale. — *al*, mésentéron. — *ht*, cœur. Les grands espaces vides latéraux sont des parties de la cavité générale.

de ce savant. D'après Dohrn, la partie de l'enveloppe séreuse qui couvre la face dorsale s'épaissit et donne naissance à une plaque dorsale particulière qui est représentée vue de face dans la figure 201, A, *do.* et en coupe dans la figure 202, A, *do.* Les parties ventrales de l'amnios et de la membrane séreuse ont été rompues ou ont disparu. Pendant que la plaque dorsale se forme le mésoblaste et un peu plus tard les parties latérales de l'épiblaste de la plaque ventrale s'étendent peu à peu vers le côté dorsal et entourent la plaque dorsale dont la paroi paraît s'être repliée de façon à former d'abord une gouttière, puis un canal. Les stades de ce développement sont représentés vus de face dans les figures 201, B et C, et en coupe dans la figure 202, B, *do.* Le canal est plongé dans la partie dorsale du vitellus, mais pendant quelque temps, il reste ouvert par un orifice arrondi en avant (fig. 201, C). La formation tout entière est appelée canal dorsal. Elle paraît s'atrophier sans laisser de traces. Le cœur, lorsqu'il est formé, est situé immédiatement au-dessus d'elle (1).

Chez les Podurides, les membranes embryonnaires paraissent être au moins imparfaites. Metschnikoff dit dans son mémoire sur le Géophile que chez quelques Fourmis on ne trouve pas de véritables membranes embryonnaires, mais seulement des cellules éparses qui tiennent leur place. Chez les Ichneumonides, l'existence de deux membranes embryonnaires est très douteuse (2).

Formation des feuillets embryonnaires. — La formation des feuillets a été étudiée sur des coupes par Kowalevsky (n° 416). Hatschek (n° 414), et Graber (n° 412), etc. D'après leurs recherches, il paraîtrait que la formation du mésoblaste a toujours lieu d'une manière très semblable à celle de l'Hydrophile. Les caractères essentiels du processus semblent être (fig. 194 et 195) qu'il se forme sur la ligne médiane de la plaque ventrale une gouttière et que les côtés de cette gouttière en se refermant simplement comme les parois de la gouttière médullaire des Vertébrés convertisssent la gouttière en un tube qui bientôt devient solide et forme une masse ou une plaque de cellules situées en dedans de l'épiblaste ; ou que les cellules de chaque côté de la gouttière s'étendent au-dessus d'elle et se rejoignent sur la ligne médiane formant une couche située en dehors des cellules qui tapissaient la gouttière. Le premier de ces processus est le plus ordinaire, et chez les Muscides les dimensions de la gouttière sont très considérables (Graber, n° 411). Dans les deux cas, le processus est fondamentalement le même et détermine la division de la plaque ventrale en deux

(1) D'après Kowalevsky, l'histoire de la plaque dorsale est un peu différente. Il croit qu'après la résorption de l'amnios, la plaque ventrale s'unit avec la membrane séreuse et que la dernière donne directement naissance aux téguments dorsaux, tandis que la partie épaissie s'invagine pour former le tube dorsal déjà décrit.

(2) Chez les Cynipides (*Rhodites*, *Biorhiza*), le repli amniotique est formé d'une seule couche de cellules et il n'existe par conséquent pas d'enveloppe séreuse ; complétement formé l'amnios est excessivement mince dans toute son étendue excepté dans la région céphalique où il est épaissi (Weissmann, *loc. cit.*). (*Trad.*)

feuillets (1). Le feuillet externe ou épiblaste est une lame uniforme, formant la partie principale de la plaque ventrale (fig. 195, B, *ep*). Il est en continuité à son bord avec l'amnios. La couche interne ou mésoblaste constitue une plaque indépendante de cellules situées en dedans de l'épiblaste (fig. 195, B, *me*). Le mésoblaste se divise bientôt en deux bandes latérales (2).

L'origine de l'hypoblaste est encore en discussion. On se souvient (Voy. pp. 103, 104) qu'après la segmentation il reste dans le vitellus un certain nombre de noyaux et qu'une segmentation secondaire du vitellus finit par avoir lieu autour de ces noyaux et donne naissance à une masse de cellules vitellines qui remplissent l'intérieur de l'embryon. Les figures 196 et 208 représentent ces cellules d'une manière diagrammatique et il est probable qu'elles constituent l'hypoblaste véritable. La suite de leur histoire est donnée plus loin (3).

Formation des organes et leurs relations avec les feuillets germinatifs.

Les segments et les appendices. — Un des premiers phénomènes du développement est l'apparition de lignes transversales indiquant la division en segments (fig. 203). Les lignes transversales semblent être déterminées par des sillons superficiels peu profonds, et aussi dans un grand nombre de cas, par la division des bandes mésoblastiques en somites séparés. La ligne la plus antérieure limite un segment préoral qui bientôt donne naissance à deux ailes latérales, les lobes procéphaliques. Les autres segments sont d'abord à peu près uniformes. Leur nombre ne paraît cependant pas être très constant. Dans l'état actuel de nos connaissances, ils ne dépassent jamais dix-sept, et ce nombre est probablement le nombre typique (fig. 203 et 204).

Fig. 203. — Embryon d'*Hydrophilus piceus*, vu par la face ventrale (d'après Kowalevsky) (*).

Chez les Diptères leur nombre semble être d'ordinaire de quinze, bien qu'il puisse être de quatorze seulement. Chez les Lépidoptères

(1) Tichomiroff (n° 420) nie l'existence d'une véritable invagination pour former le mésoblaste et affirme également que des cellules mésoblastiques peuvent se séparer de l'épiblaste sur d'autres points que la ligne médiane ventrale.

(2) La plaque ventrale se replie chez le *Rhodites* en une gouttière transversale qui d'après Weissmann serait l'homologue de la gouttière longitudinale des autres Insectes. Cependant elle disparaît bientôt sans paraître prendre aucune part à la formation du mésoblaste. Ce feuillet dérive au contraire, au moins en partie, des cellules vitellines, spécialement de celles situées dans la région antérieure du corps (*Trad.*).

(3) Voy. la note de la page 370.

(*) *pc.l*, lobe procéphalique.

et chez l'Abeille il paraît y avoir seize segments. Ces variations et d'autres n'affectent que le nombre des segments qui forment l'abdomen de l'adulte.

Les appendices apparaissent comme des expansions en forme de poches de l'épiblaste et du mésoblaste, leur nombre et l'ordre de leur apparition sont sujets à des variations considérables dont la signification n'est pas encore expliquée. En règle générale, ils apparaissent après la segmentation des parties du corps auxquelles ils appartiennent. Il se forme toujours une paire d'appendices qui naissent des lobes latéraux de la région procéphalique, ou de la limite entre ces lobes et la partie médiane ventrale de la même région; ces appendices sont les antennes. Elles ont chez l'embryon une situation nettement ventrale comparativement à celle qu'elles occupent chez l'adulte.

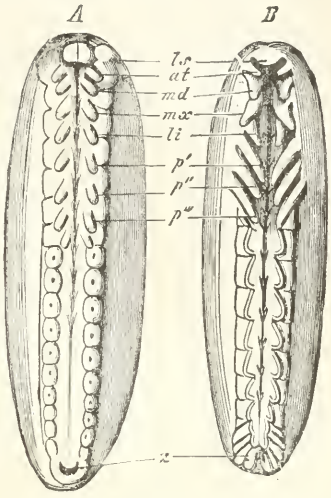


Fig. 204. — Deux stades du développement de l'*Hydrophilus piceus* (emprunté à Gegenbaur, d'après Kowalevsky) (*).

Dans la partie médiane ventrale de la région procéphalique apparaît le labre (fig. 204, *ls*). Il est formé par la coalescence d'une paire de proéminences très semblables à de véritables appendices, mais il est probable qu'elles n'ont point cette valeur (1).

Les antennes elles-mêmes peuvent difficilement être considérées comme ayant la même valeur morphologique que les appendices suivants. Elles sont plutôt équivalentes aux processus pairs des lobes préoraux des Chétopodes.

Des trois premiers segments post-oraux naissent les mandibules et les deux paires de mâchoires et des trois segments suivants, les trois paires d'appendices thoraciques. Dans un grand nombre d'Insectes (cf. *Hydrophilus*) un certain nombre d'appendices de la même nature que les antérieurs se montrent sur les segments abdominaux de l'em-

(1) Si ces formations sont équivalentes à des appendices, elles peuvent correspondre à l'une des paires d'antennes des Crustacés. D'après une figure donnée par Fritz Müller de la larve de *Calotermes* (*Jenaische Zeitschrift* XI, pl. II, fig. 12), il paraîtrait qu'elles sont situées en avant des vraies antennes et correspondraient par conséquent dans cette hypothèse à la première paire d'antennes des Crustacés. Bütschli (n° 405) décrit dans l'*Abeille* une paire de proéminences situées en avant des mandibules qui finissent par se réunir pour former une sorte de sous-lèvre ; elles ressemblent jusqu'à un certain point à de véritables appendices.

(*) *ls*, labre. — *at*, antenne. — *md*, mandibule. — *mx*, mâchoire de la première paire. — *li*, mâchoire de la deuxième paire. — *p'*, *p''*, *p'''*, pattes. — *a*, anus.

bryon, fait qui montre que les Insectes sont descendus d'ancêtres qui possédaient plus de trois paires d'appendices ambulatoires.

Chez l'Abeille, d'après Bütschli (n° 405), tous les segments abdominaux sont pourvus d'appendices qui restent toujours à un état très rudimentaire. Au moment de l'éclosion il n'en reste pas de trace non plus que des appendices thoraciques. Chez les Hyménoptères phytophages, la larve est pourvue de neuf à onze paires de pattes.

Chez l'embryon des Lépidoptères, il paraîtrait, d'après les figures de Kowalevsky, y avoir des rudiments de dix paires d'appendices post-thoraciques. Chez les chenilles de ce groupe, il y a au plus cinq paires de pieds rudimentaires de ce genre (fausses pattes) savoir : une paire sur les 3e, 4e, 5e et 6e et sur le dernier anneau abdominal. Les embryons de l'Hydrophile (fig. 191), de la Mante, etc., sont aussi pourvus d'appendices additionnels. Chez divers Thysanoures il existe sur un plus ou moins grand nombre de segments abdominaux (fig. 210), des proéminences que l'on peut regarder probablement comme des pieds rudimentaires.

Il est très douteux que tout ou partie des appendices de diverses formes en rapport avec les derniers segments de l'abdomen appartiennent à la même catégorie que les pattes. Leur absence ordinaire dans l'embryon ou tout au moins leur apparition tardive me paraît s'opposer à ce qu'on les regarde comme tels ; mais Bütschli pense que chez l'Abeille les parties de l'aiguillon sont en rapport génétique avec les appendices du pénultième et de l'antépénultième segments abdominaux, et cette vue est jusqu'à un certain point appuyée par les observations plus récentes (Kræpelin, etc.), et si cette opinion est vraie pour l'Abeille, il faut la considérer comme exacte également pour les autres cas.

Quant à l'ordre d'apparition des appendices, les observations sont encore trop rares pour permettre d'établir aucune généralisation. Dans un grand nombre de cas, tous les appendices apparaissent à peu près au même moment, par exemple chez l'Hydrophile, mais il n'est pas certain que cela soit vrai pour tous les Coléoptères. Chez l'Abeille, selon Bütschli, les appendices apparaissent simultanément, mais d'après Kowalevsky, les appendices buccaux apparaissent d'abord, puis les antennes, et plus tard les appendices thoraciques. Chez les Diptères les appendices buccaux se forment d'abord et simultanément avec eux, ou un peu plus tard, les antennes. Chez les Hémiptères et les Libellulides, les appendices thoraciques sont les premiers à se former et la seconde paire de mâchoires fait son apparition avant les autres appendices céphaliques.

L'histoire des transformations des appendices embryonnaires pendant le passage à l'état adulte est en dehors du cadre de ce traité, mais il est à noter que les mâchoires de la deuxième paire sont relativement très grandes chez l'embryon et qu'il n'est pas rare (*Libellula*, etc.) qu'elles ressemblent plus aux appendices ambulatoires qu'aux appendices masticateurs.

La nature exacte des ailes et leurs rapports avec les autres segments est encore très obscure. Elles apparaissent comme des appendices dorsaux foliacés sur le second et le troisième segments thoraciques et sont sous beaucoup de rapport semblables aux branchies trachéennes des larves d'Ephé-

mérides et de Phryganides (fig. 205, A) dont Gegenbaur et Lubbock les supposent être des modifications. Le caractère incontestablement secondaire du système trachéen *clos* des larves à branchies trachéennes s'élève contre cette vue (1). Fritz Müller trouve que chez les larves du *Calotermes rugosus*, espèce de Termite, des appendices dorsaux particuliers semblables existent sur les deux segments thoraciques antérieurs. Ils sont dépourvus de trachées. L'antérieur s'atrophie et le postérieur acquiert des trachées et donne naissance à la première paire d'ailes. La seconde paire d'ailes est formée de petits prolongements du troisième segment thoracique comme ceux des deux autres segments. Fritz Müller conclut de ces faits que les ailes des Insectes dérivent de prolongements dorsaux du corps non équivalents aux appendices ventraux. On ne voit pas bien quelle était la fonction primitive de ces appendices. Fritz Müller suggère qu'ils peuvent avoir servi d'organes respiratoires pendant le passage d'une existence aquatique à une existence terrestre lorsque les ancêtres des Termites vivaient dans des habitations humides, fonction pour laquelle seraient bien constitués des appendices creusés de canaux sanguins. L'affinité incontestable des Insectes et des Myriapodes jointe à la découverte du système trachéen du *Peripatus* par Moseley est cependant presque fatale à la vue qui fait dériver directement les Insectes d'ancêtres aquatiques non pourvus de trachées. Mais bien que cette suggestion de Fritz Müller ne puisse

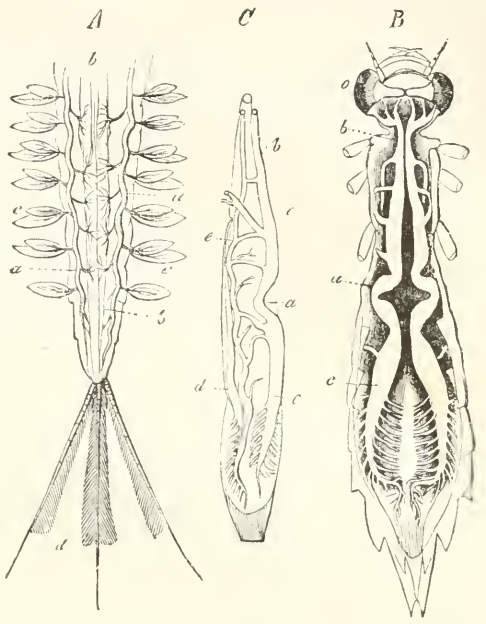


Fig. 205. — Organes de la respiration aquatique des Insectes (emprunté à Gegenbaur) (*).

(1) La présence chez quelques larves d'Éphémérides de branchies trachéennes insérées sur la base des mâchoires de la première paire (*Oligoneuria*) et des pattes de la première paire (*Jolia*) (*) et par conséquent ventrales, me paraît être aussi une objection considérable contre l'homologie proposée par Gegenbaur et Lubbock (*Trad.*).

(*) A. Vayssière. Recherches sur l'organisation des larves des Éphémérides (*Ann. des Sc. nat.*, 6e sér., XIII, 1882).

(*) A, partie postérieure du corps de la larve d'*Ephemera vulgata*. — *a*, troncs trachéens longitudinaux. — *b*, tube digestif. — *c*, branchies trachéennes. — *d*, appendices plumeux de la queue. — B, larve d'*Æschna grandis*. — *a*, troncs trachéens longitudinaux supérieurs. — *b*, leur extrémité antérieure. — *c*, portion postérieure se ramifiant sur le proctodæum. — *o*, yeux.

C, tube digestif de la même larve, vu de profil. — *a*, *b* et *c*, comme en B. — *d*, tronc trachéen inférieur. — *e*, anastomoses transversales entre les troncs trachéens supérieur et inférieur.

être acceptée, il est encore possible que les processus découverts par lui, aient été les premiers rudiments des ailes, qui servaient d'abord d'organes de propulsion pour un ancêtre aquatique des Insectes qui ne possédait pas encore la faculté de voler.

Le système nerveux. — Le système nerveux dérive entièrement de l'épiblaste; mais il faut considérer séparément le développement des régions pré-orale et post-orale.

La portion post-orale, c'est-à-dire la chaîne ventrale de l'adulte, apparaît sous la forme de deux épaississements longitudinaux de l'épiblaste, un de chaque côté de la ligne médiane (fig. 206, B, *cn*) qui plus tard se séparent de la couche superficielle tégumentaire et deviennent les deux moitiés longitudinales de la chaîne ventrale. Elles ne se différencient qu'à une période assez avancée en ganglions et connectifs.

Entre ces deux cordons nerveux embryonnaires, il y a d'abord un léger sillon qui bientôt devient une gouttière profonde (fig. 206, C). A ce stade a lieu la différenciation des éléments latéraux en ganglions et connectifs, et d'après Hatschek (n° 414), la gouttière médiane se transforme au niveau des ganglions en un canal dont les parois se fusionnent bientôt avec les épaississements ganglionnaires des cordons latéraux et les réunissent sur la ligne médiane. Entre les ganglions, au contraire, la gouttière médiane s'atrophie en se transformant d'abord en un cordon solide, situé entre les deux bandes nerveuses, qui disparaît sans donner naissance à aucune partie du système nerveux. Il est probable que Hatschek s'est trompé à propos de la participation d'un élément médian à la formation de la chaîne ventrale et que les apparences qu'il a décrites sont dues à une rétraction des tissus. L'absence d'un élément médian chez les Araignées peut être démontrée avec beaucoup de certitude et, comme on l'a déjà vu, cet élément n'existe pas chez le *Peripatus*. Selon Hatschek, l'élément médian est résorbé dans l'anneau mandibulaire et les deux cordons latéraux de cette partie donnent naissance aux commissures œsophagiennes tandis que le ganglion sous-œsophagien est formé par la fusion des ganglions des deux segments maxillaires.

La portion préo-rale du système nerveux est entièrement constituée par le ganglion sus-œsophagien. Il est formé, d'après Hatschek, de trois parties : d'abord et surtout d'une couche séparée de la partie interne épaissie du lobe céphalique de chaque côté, puis d'un prolongement antérieur des cordons latéraux, et enfin d'une fossette tégumentaire invaginée de chaque côté près du bord dorsal des antennes. Cette fossette est d'abord pourvue d'une lumière qui s'oblitère plus tard pendant que les parois de la fossette se transforment en véritable cellules ganglionnaires. Les deux ganglions sus-œsophagiens restent séparés du côté dorsal jusqu'à la fin de la vie embryonnaire.

Les trachées et les glandes salivaires. — Les trachées, comme Büts-

chli l'a montré le premier (n° 405), se développent par des invaginations de l'épiblaste, indépendantes et disposées par segments (fig. 206

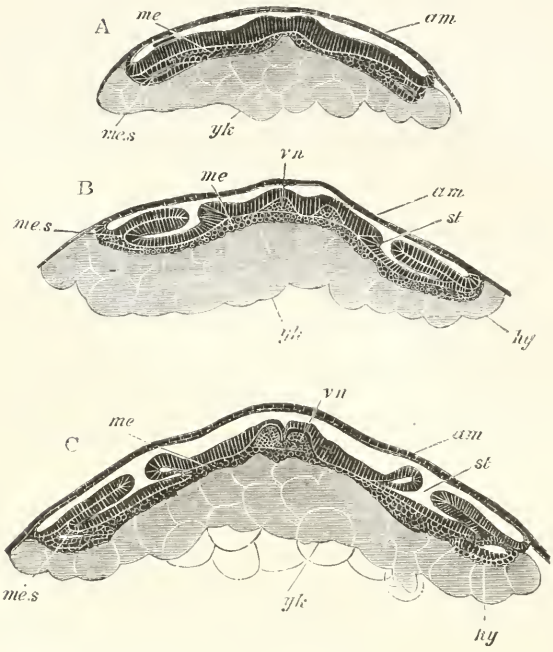


Fig. 206. — Trois coupes transversales de l'embryon d'*Hydrophilus piceus* (d'après Kowalevsky) (*

B et C, *st*). Leurs orifices sont toujours situés en dehors des appendices du segment lorsque ces appendices existent.

Bien que chez l'adulte on ne trouve jamais de stigmates dans l'espace situé entre la tête et le prothorax (1), chez l'embryon et chez la larve, il peut se développer des invaginations trachéennes dans tous les segments thoraciques (et peut-être dans les trois segments qui portent les pièces buccales) et dans tous les segments abdominaux à l'exception des deux postérieurs.

Chez l'embryon des Lépidoptères, selon Hatschek (n° 414) il y a quatorze paires de stigmates appartenant aux quatorze segments situés en arrière de la bouche,

(1) Chez le *Smynthurus*, genre de Collembole, il n'existe selon Lubbock que deux stigmates situés sur la tête.

(*) A, coupe transversale de la larve représentée dans la figure 200, A.
B, coupe transversale d'un embryon un peu plus âgé dans la région d'un des stigmates.
C, coupe transversale de la larve représentée dans la figure 200, B.
vn, chaîne nerveuse ventrale. — *am*, amnios et membrane séreuse. — *me*, mésoblaste. — *me.s.* mésoblaste somatique. — *hy*, hypoblaste (?) — *yk*, cellules vitellines (hypoblaste véritable). — *st*, stigmate trachéen.

mais, d'après Tichomiroff, l'observation de Hatschek est inexacte en ce qui a trait aux premiers segments post-oraux. Les deux derniers segments sont dépourvus de stigmates. Chez les larves de Lépidoptères de même que chez celles d'un grand nombre d Hyménoptères, de Coléoptères et de Diptères, il existe des stigmates sur tous les segments post-céphaliques à l'exception du second et du troisième thoraciques et des deux derniers abdominaux. Chez l'Abeille, il y a, d'après Kowalevsky (n° 416), onze paires d'invaginations trachéennes, mais, d'après Bütschli (n° 405), il n'y en a que dix, le prothorax en étant dépourvu. Chez l'Abeille, ils apparaissent simultanément et avant les appendices.

Les extrémités aveugles des invaginations trachéennes se réunissent souvent (*Apis*) en un canal longitudinal commun qui forme la trachée connective longitudinale. Dans d'autres cas (*Gryllotalpa*, Dohrn, n° 408), elles restent distinctes et chaque trachée possède un système de ramifications propre.

Le développement des trachées appuie fortement l'opinion à laquelle Moseley a été conduit par ses observations sur le *Peripatus*, opinion qui consiste à les considérer comme des modifications de glandes cutanées.

Les glandes salivaires et séricigènes sont des formations épiblastiques qui par leur mode de développement ressemblent beaucoup aux trachées et ont peut-être une origine semblable. Les glandes salivaires se forment comme des invaginations épiblastiques paires, non comme on pourrait le prévoir du stomodæum, mais de la plaque ventrale postérieure à la bouche du côté interne des mandibules. Indépendantes d'abord, elles finissent par s'unir en un canal commun qui s'ouvre dans la bouche. Les glandes séricigènes apparaissent du côté interne de la seconde paire de mâchoires chez l'Abeille et les Lépidoptères et forment des glandes allongées qui s'étendent dans presque toute la longueur du corps. Elles sont très semblables de structure et de développement aux glandes salivaires et n'ont de rôle que pendant la vie larvaire. Elles ressemblent aux glandes muqueuses des papilles orales du *Peripatus* auxquelles Moseley les a comparées. Les glandes muqueuses du *Peripatus* sont peut-être les organes homologues de la première paire de mâchoires de la présence desquelles chez les Insectes il semble y avoir quelques preuves.

Mésoblaste. — On a vu que le mésoblaste est divisé dans la région somatique en deux bandes latérales (fig. 206, A). Ces bandes dans un grand nombre de formes, sinon dans toutes, se divisent en une série de somites correspondant aux segments du corps. Dans chacun d'eux apparaît une cavité, origine de la cavité périviscérale qui le divise en une plaque somatique en contact avec l'épiblaste et une plaque splanchnique en contact avec l'hypoblaste (fig. 206). Entre les segments, le mésoblaste est continu sur la ligne médiane ventrale. Quand les

appendices se forment, le mésoblaste se prolonge dans chacun d'eux et y est creusé d'une cavité centrale. Selon Metschnikoff, ces cavités sont en continuité, comme chez les Myriapodes et les Arachnides, avec celles des somites; mais, d'après Hatschek (n° 414), elles sont indépendantes de celles des somites et communiquent avec le vitellus.

La suite de l'histoire du mésoblaste est très imparfaitement connue dans ses détails et la description la plus complète que nous possédions est celle de Dohrn (n° 408) pour le *Gryllotalpa*. Il paraîtrait que le mésoblaste s'étend du côté dorsal autour du vitellus et l'entoure plus tôt que l'épiblaste. Chez le *Gryllotalpa*, il forme une membrane pulsatile. Lorsque l'épiblaste s'étend du côté dorsal, la partie médiane dorsale de cette membrane s'isole en un tube qui forme le cœur. En même temps, l'espace libre entre la membrane pulsatile et le vitellus s'oblitère, mais il reste entre les somites des passages transversaux par lesquels le sang passe de la partie ventrale du corps à des orifices correspondants de la paroi du cœur. La plus grande partie de la membrane donne naissance aux muscles du tronc.

Du côté ventral, les bandes mésoblastiques se rejoignent bientôt sur la ligne médiane. Les cavités des appendices s'oblitèrent et leurs parois mésoblastiques forment les muscles, etc. Les cavités des différents somites mésoblastiques cessent ainsi d'être circonscrites d'une manière distincte.

Le mésoblaste splanchnique suit l'hypoblaste dans son développement et donne naissance au tissu conjonctif et aux parties musculaires des parois du tube digestif. La paroi mésoblastique du proctodæum se forme probablement indépendamment des somites mésoblastiques. Dans la tête, le mésoblaste est décrit comme formant une masse médiane ventrale qui ne s'étend pas dans le lobe procéphalique bien qu'elle prenne part à la formation des antennes et de la lèvre supérieure.

Le tube digestif. — Le tube digestif des Insectes est formé de trois portions distinctes (fig. 198) : un mésentéron ou portion moyenne *(me)*, un stomodæum (*st*) et un proctodæum (*an*). Le stomodæum et le proctodæum sont des invaginations de l'épiblaste tandis que le mésentéron est tapissé par l'hypoblaste. Les trois portions sont d'ordinaire nettement distinctes chez l'adulte, les dérivés de l'épiblaste étant revêtus de chitine. Le stomodæum constitue la bouche, l'œsophage, le jabot et le proventricule ou gésier, lorsque ces organes existent. Le mésentéron forme l'estomac et présente quelquefois à son extrémité antérieure (Orthoptères, etc.) des diverticules pyloriques ; il se termine postérieurement, immédiatement en avant des tubes de Malpighi. Ces derniers débouchent dans le proctodæum qui comprend toute la région qui s'étend de leur insertion à l'anus.

L'invagination orale apparaît presqu'en même temps que la première formation des segments, à l'extrémité antérieure de la gouttière intermédiaire aux cordons nerveux latéraux, et l'invagination anale se forme un peu plus tard à l'extrémité postérieure de la plaque ventrale.

Les tubes de Malpighi apparaissent comme *deux paires de diverticules de l'épiblaste du proctodæum*, on ne sait s'ils sont d'abord solides. L'accroissement subséquent qui a d'ordinaire lieu dans leur nombre est dû à des ramifications d'abord pleines des tubes originels.

Les parois glandulaires du mésentéron sont formées par l'hypoblaste, mais l'origine exacte de ce feuillet n'a pas été établie d'une manière complète dans tous les cas. Chez l'Hydrophile, d'après Kowalevsky (n° 416), il se forme comme deux lames détachées des masses mésoblastiques latérales qui s'étendent peu à peu autour du vitellus et son mode de formation semblerait être le même chez l'Abeille. Tichomiroff (n° 420) confirme Kowalevsky sous ce rapport et établit en outre que ces deux masses se rejoignent d'abord du côté ventral et beaucoup plus tard du côté dorsal. Chez les Lépidoptères, au contraire, Hatschek a trouvé que l'hypoblaste apparaît comme une masse médiane de cellules polygonales à la partie antérieure de la plaque ventrale. Ces cellules se multiplient en absorbant la substance du vitellus et s'étendent peu à peu autour de lui.

Dohrn (n° 408) croit que les cellules vitellines dont on a déjà vu l'origine, donnent naissance aux parois hypoblastiques du mésentéron, et cette opinion paraît être partagée par Graber (n° 412) bien que ce dernier auteur soutienne que quelques-unes des cellules vitellines dérivent par bourgeonnement du blastoderme (1).

Par analogie avec les Araignées, je suis porté à accepter l'opinion de Dohrn et de Graber. Il me paraît probable que les observations de Kowalevsky doivent s'interpréter en supposant que les plaques hypoblastiques qu'il croit être séparées du mésoblaste sont en réalité séparées du vitellus.

Il convient d'ajouter quelques détails à ce qui a déjà été dit sur l'origine des cellules vitellines. Comme on l'a vu plus haut, le vitellus central se fragmente à une période qui n'est pas constante dans les différentes formes en masses polygonales ou arrondies dans chacune desquelles on a, dans un grand nombre de cas, démontré l'existence d'un noyau, bien que dans d'autres cas, ce noyau n'ait pas été vu. Il est probable cependant que les noyaux existent toujours et que ces masses doivent par conséquent être regardées comme des cellules. Elles constituent les cellules vitellines (2). La périphérie du vitellus est fragmentée en cellules tandis que le centre est encore tout à fait homogène.

Les parois hypoblastiques du mésentéron paraissent se former d'abord sur les côtés (fig. 205 B et C, *hy*), puis elles se rejoignent du côté ventral (fig. 202 A et B), et enfin ferment le mésentéron du côté dorsal.

Le mésentéron est d'abord un sac clos indépendant à la fois du sto-

(1) L'opinion de Graber sur ce point peut probablement trouver son explication en supposant qu'il a pris le passage des cellules vitellines dans le blastoderme pour un passage de cellules blastodermiques dans le vitellus. Le premier phénomène se produit souvent, comme je l'ai observé, chez les Araignées, et par conséquent probablement aussi chez les Insectes.

(2) Voy. la note, p. 370.

modæum et du proctodæum, et chez l'Abeille, il reste dans cet état jusqu'après la fin de la vie embryonnaire. Les seuls organes glanduleux du mésenteron, sont les tubes pyloriques qui existent assez souvent et sont de simples diverticules de son extrémité antérieure. Il est possible que dans quelques cas, ils puissent se former *in situ* autour des parties latérales du vitellus.

Dans un grand nombre de cas, le vitellus tout entier est enfermé dans les parois du mésentéron, mais, dans d'autres cas, comme chez le *Chironomus* et le *Simulia* (Weismann, n° 430 ; Metschnikoff, n° 423), une partie du vitellus peut rester entre la paroi ventrale du mésentéron et la plaque ventrale. Chez le Chironome, la masse de cellules vitellines extérieure au mésentéron prend la forme d'une traînée médiane et de deux traînées latérales. Quelques unes des cellules vitellines, ou avant la formation du mésentéron, ou bien dérivant des parties de vitellus extérieures à cet organe passent dans les organes en voie de développement (Bohru, n° 408) et servent de cellules nutritives. Elles forment aussi les globules sanguins et les éléments du tissu conjonctif. Des cellules vitellines de ce genre peuvent être comparées aux corps particuliers décrits par Reichenbach chez l'Ecrevisse, qui forment le mésoblaste secondaire. Des cellules semblables jouent un rôle important dans le développement des Araignées.

Organes génitaux. — Les observations sur le développement des organes génitaux sont assez peu nombreuses. Chez les Diptères, certaines cellules appelées cellules du pôle sont décrites par Metschnikoff (n° 423) et par Leuckart comme leur donnant naissance. Ces cellules chez le *Chironomus* et la *Musca vomitoria* (Weissmann, n° 430) apparaissent à l'extrémité postérieure de l'œuf avant toutes les autres cellules du blastoderme. Elles se séparent bientôt du blastoderme et se multiplient par division. Dans l'embryon produit par la larve vivipare de la *Cecidomyia* il y a d'abord une cellule du pôle unique qui finit par se diviser en quatre cellules qui viennent à être enveloppées par le blastoderme. Elles se divisent ensuite en deux masses qui, d'après Metschnikoff (n° 423), s'entourent de cellules embryonnaires indifférentes (1). Leur protoplasma se fusionne alors et leurs noyaux se divisent pour constituer les ovaires larvaires dont les tuniques sont formées par les cellules enveloppantes.

Chez l'*Aphis*, Metschnikoff (n° 423) a observé à un stade très précoce une masse de cellules qui donnent naissance aux organes génitaux. Ces cellules sont situées à l'extrémité postérieure de la plaque ventrale, et à l'exception d'une des cellules qui donne naissance à une masse verte accolée au corps adipeux, le protoplasma des diverses cellules se fusionne en un syncytium. Vers la fin de la vie embryonnaire, le syncytium prend la forme d'un fer à cheval. La masse se divise ensuite en deux et la couche périphérique de chaque partie donne naissance à la tunique, l'extrémité postérieure forme un conduit d'abord plein, le tube ovulaire. Les masses elles-mêmes forment les germigènes. L'oviducte est dû à la coalescence des canaux des deux germigènes.

(1) Ce point demande de nouvelles observations.

Ganin fait dériver les organes génitaux chez le *Platygaster* (Voy. p. 392) de l'extrémité postérieure de la plaque ventrale près du proctodæum ; tandis que Suckow décrit les organes génitaux comme des diverticules du proctodæum. D'après ces deux séries d'observations, les organes génitaux paraissent avoir une origine épiblastique, origine qui n'est pas incompatible avec leur dérivation des cellules du pôle.

Chez les Lépidoptères, les organes génitaux existent dans les périodes avancées de la vie embryonnaire sous la forme d'organes pairs distincts, un de chaque côté du cœur, dans le huitième segment post-céphalique. Ce sont des corps elliptiques émettant un conduit à leur extrémité postérieure chez la femelle, dans la région moyenne chez le mâle. Les tubes ovulaires ou séminifères sont des diverticules des corps elliptiques.

Dans d'autres Insectes, les stades avancés du développement des organes génitaux ressemblent beaucoup à ce qu'ils sont chez les Lépidoptères et ces organes sont d'ordinaire distinctement visibles dans les stades avancés de la vie embryonnaire.

On est probablement en droit d'affirmer, malgré les observations de Metschnikoff citées plus haut, que les masses génitales originelles donnent naissance à la fois aux glandes génitales proprement dites et à leurs conduits. Il semble aussi certain que *les glandes génitales des deux sexes ont une origine identique.*

Types spéciaux de larves.

Certaines des formes d'Hyménoptères qui déposent leurs œufs dans les œufs ou dans les larves d'autres Insectes présentent des modifications très-singulières dans leur développement. Le *Platygaster* qui pond son œuf dans les larves de Cécidomyes est peut-être celle de ces formes dont le développement est le plus remarquable. Il a été étudié spécialement par Ganin (n° 410) auquel est empruntè l'exposé qui suit.

Les premiers stades ne sont malheureusement qu'imparfaitement connus et les interprétations présentées par Ganin ne paraissent pas toujours entièrement satisfaisantes. Après la ponte, l'œuf est enfermé dans une capsule qui se prolonge en un pédoncule (fig. 207, A). Dans son intérieur apparaît bientôt un corps sphérique unique regardé par Ganin comme une cellule (fig. 203, B). Au stade suivant trois corps semblables se montrent dans le vitellus, dérivés sans aucun doute du premier (fig. 207, C). Le corps central présente des caractères un peu différents des autres, et, selon Ganin, donne naissance à l'*embryon tout entier*. Les deux corps périphériques se multiplient par division et se montrent bientôt comme des noyaux plongés dans une couche de protoplasma (fig. 207, D, E, F). La couche ainsi formée sert d'enveloppe à l'embryon et est regardée par Ganin comme équivalente à l'amnios (membrane séreuse ?) des autres embryons d'Insectes. Dans la cellule-embryon apparaissent de nouvelles cellules par un processus de formation endogène (fig. 207, D, E). Il semble probable que Ganin a pris des noyaux pour des cellules dans les premiers stades, qu'il se forme un blastoderme comme chez les autres Insectes et que celui-ci se divise d'une manière non expliquée en une couche superficielle qui constitue l'enveloppe séreuse et une couche profonde qui forme

l'embryon. Quoi qu'il en soit, le corps de l'embryon se montre bientôt différencié en une couche épiblastique de cellules columnaires et une couche hypoblastique de cellules plus arrondies. Plus tard, l'embryon s'accroît rapidement jusqu'à ce qu'une constriction transversale profonde de la face ventrale le divise en une région antérieure céphalothoracique et une région posté-

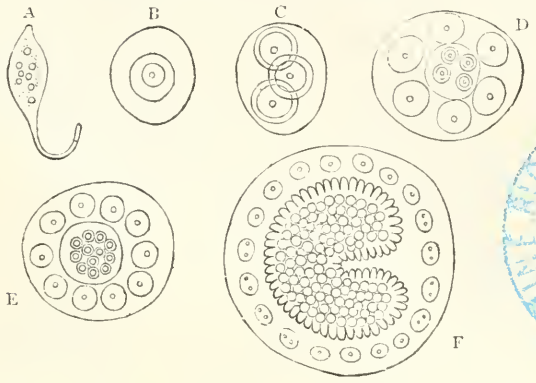


Fig. 207. — Série de stades du développement du *Platygaster* (emprunté à Lubbock, d'après Ganin).

eure caudale (fig. 207, F). Le céphalothorax s'élargit et près de son extrémité antérieure, apparaît une invagination qui donne naissance à la bouche et à l'œsophage. Du côté ventral du céphalothorax se forme d'abord une paire d'appendices en forme de griffes de chaque côté de la bouche, puis une paire postérieure d'appendices près de l'union du céphalothorax et de l'abdomen et enfin une paire de courtes antennes coniques en avant.

En même temps l'extrémité postérieure de l'abdomen devient bifide et donne naissance à un appendice caudal en forme de fourche; un peu plus tard quatre sillons apparaissent dans la région caudale et la divisent en segments successifs. Pendant que ces transformations s'effectuaient dans la forme générale de l'embryon, l'épiblaste a donné naissance à une cuticule, et les cellules hypoblastiques se sont différenciées en un axe hypoblastique central, le mésentéron, et une couche concentrique de mésoblaste dont quelques cellules forment des muscles longitudinaux.

Avec ce stade finit ce que l'on peut regarder comme le développement embryonnaire du *Platygaster*. L'embryon se débarrasse de l'amnios et se montre comme une larve que ses caractères très-remarquables ont fait appeler par Ganin, larve cyclopienne.

Ganin a décrit les larves de trois espèces qui sont représentées dans la figure 208, A, B, C. Ces larves diffèrent singulièrement du type hexapode ordinaire soit larvaire, soit adulte. Elles sont formées d'un bouclier céphalothoracique avec les trois paires d'appendices (*a*, *kf*, *lfg*), dont le développement a déjà été décrit et d'un abdomen de cinq segments dont le dernier porte les appendices caudaux un peu variables. Le système nerveux n'est pas encore développé.

Les larves se meuvent dans les tissus de leur hôte au moyen de leurs griffes.

Le premier état larvaire fait place à un second dans lequel les caractères sont très différents ; le passage du premier au second état est accompagné d'une mue.

La mue commence à l'extrémité caudale et le dernier segment tout entier est rejeté. La mue s'étendant en avant, la queue perd sa segmentation et devient fortement comprimée, les appendices du céphalothorax sont rejetés, et l'embryon tout entier prend une forme ovale sans distinction nette en régions

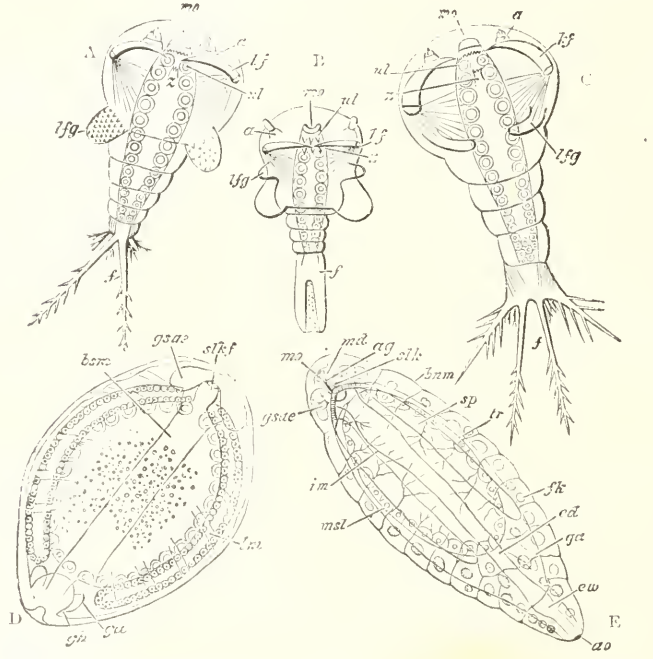


Fig. 208. — Serie de stades du développement du *Platygaster* (emprunté à Lubbock, d'après Ganin) (*).

distinctes et *sans la moindre trace de segmentation* (fig. 208, D). Des transformations internes qui s'effectuent pendant la chute de la cuticule, la première est la formation par invagination d'un proctodæum (*yh*) dont l'extrémité aveugle arrive en contact avec le mésentéron. Peu après, il apparaît sur la face ventrale un épaississement épiblastique qui produit principalement la chaîne nerveuse ventrale ; cet épaississement se continue en arrière avec l'épiblaste invaginé pour former le proctodæum et en avant se prolonge de chaque côté en deux lobes procéphaliques dans lesquels il y a aussi des épais-

(*) A, B, C, larves cyclopiennes de trois espèces de *Platygaster*. — D, deuxième stade larvaire. — E, troisième stade larvaire.

ao, bouche. — *a*, antenne. — *kf*, pattes à crochets. — *lfg*, pattes latérales. — *f*, branches de la queue. — *ul*, lèvre inférieure. — *stkf*, œsophage. — *gsae*, ganglion sus-œsophagien. — *bsm*, plaque épiblastique ventrale. — *lm*, muscles latéraux (en D, glandes salivaires). — *gyls*, proctodæum. — *ga*, organes génitaux. — *md*, mandibules. — *ag*, conduits des glandes salivaires. — *sp* (en E). glandes salivaires. — *mls*, estomac. — *cd*, intestin. — *ew*, rectum. — *ao*, anus. — *tr*, trachées. — *fk*, corps adipeux.

sissements de l'épiblaste (*ysae*) qui donnent naissance aux ganglions sus-œsophagiens et peut-être à d'autres parties.

Vers la fin de la seconde période larvaire, les muscles (*lm*) se disposent par segments et indiquent ainsi la division en segments qui devient apparente dans la troisième période larvaire. Le troisième et dernier stade du *Platygaster* (fig. 208, E), pendant lequel il reste encore dans les tissus de son hôte, ne présente pas de caractères très particuliers. Le passage de la seconde à la troisième forme est accompagné d'une mue.

Si remarquables que soient les larves qui viennent d'être décrites, il ne peut, à mon avis, y avoir aucun motif, étant données leurs mœurs parasites, pour les considérer comme ancestrales.

Métamorphose et Hétérogamie.

Métamorphose. — La plupart des Insectes naissent dans une condition où ils diffèrent considérablement de leurs parents. Le degré de cette différence est sujet à de grandes variations, mais en règle générale, les larves subissent une métamorphose très nette avant d'atteindre l'état adulte. L'histoire complète de cette métamorphose dans les divers ordres d'Insectes exige beaucoup trop de détails zoologiques pour être traitée dans cet ouvrage ; et je me bornerai à quelques observations sur les caractères généraux, sur l'origine de la métamorphose, et sur les phénomènes histologiques qui se produisent pendant son occurrence (1).

Chez les Aptères, la larve ne diffère de l'adulte que par le nombre de facettes de la cornée et des articles des antennes.

Chez la plupart des Orthoptères et des Hémiptères, les larves diffèrent des adultes par l'absence d'ailes et par quelques autres points. Les ailes, etc., se développent graduellement dans une série de mues successives. Chez les Éphémérides et les Libellulides cependant, la métamorphose est plus compliquée en ce que la larve possède des branchies trachéennes provisoires qui sont rejetées avant la mue finale. Chez les Éphémérides, il y a d'ordinaire un grand nombre de mues; les branchies trachéennes apparaissent après la seconde mue et les rudiments des ailes lorsque la larve est arrivée à peu près à la moitié de son développement. La vie larvaire peut durer très longtemps.

Dans tous les autres groupes d'Insectes, c'est-à-dire les Diptères, les Névroptères, les Coléoptères, les Lépidoptères et les Hyménoptères, la larve passe, à quelques exceptions près, par une période de repos pendant laquelle elle est désignée sous le nom de pupe, avant d'atteindre l'état adulte. Ces formes sont appelées les *Holometabola*.

(1) Pour un exposé systématique de ce sujet, le lecteur est renvoyé à Lubbock (n° 420) et à Graber (n° 411). Il trouvera dans Weissmann (n°s 430 et 431) une description détaillée des transformations internes qui accompagnent la métamorphose.

Chez les Diptères, les larves sont apodes. Chez les Mouches vraies (Muscides), elles sont dépourvues de tête distincte et les mâchoires sont remplacées par des crochets. Chez les Tipulides, il existe au contraire une tête bien développée avec les appendices normaux. Les pupes des Muscides sont immobiles et renfermées dans la peau de la larve qui se dessèche et leur forme un étui ovoïde résistant. Chez les Tipulides le tégument larvaire est rejeté au stade de pupe et, dans quelques cas, les pupes continuent à se mouvoir.

Les larves des Névroptères sont des formes hexapodes voraces. Lorsque la larve se transforme en pupe tous les organes externes de l'imago sont déjà constitués. La pupe est souvent enfermée dans un cocon. Elle est d'ordinaire immobile, quelquefois cependant elle commence à se mouvoir un peu avant la mise en liberté de l'imago.

Chez les Coléoptères il y a une très grande variété dans les formes larvaires. En général les larves sont hexapodes et ressemblent à des Insectes aptères. Mais quelques larves herbivores, comme celle du Hanneton, ressemblent beaucoup à de véritables chenilles et certaines larves vermiformes apodes (*Curculio*) ressemblent aux larves d'Hyménoptères. La pupe est immobile, mais laisse voir toutes les parties du futur Insecte. Les larves les plus intéressantes parmi les Coléoptères sont celles du *Sitaris*, espèce de Méloïde (Fabre, n° 409). Elles sortent de l'œuf à l'état de larves hexapodes actives qui s'attachent au corps d'Hyménoptères par lesquels elles sont transportées dans des chambres remplies de miel. Là elles dévorent l'œuf de l'Hyménoptère, puis subissent une mue dans laquelle elles perdent leurs appendices fonctionnels, n'en conservant que des rudiments, et deviennent vermiformes. Elles se nourrissent de miel et après une nouvelle mue se mettent en pupe.

Chez les Lépidoptères, la larve a la forme bien connue de chenille. Les chenilles ont de fortes mâchoires adaptées à la trituration des tissus végétaux et absolument différentes des appendices buccaux de l'adulte ; elles portent trois paires de pattes thoraciques articulées et un nombre variable (d'ordinaire cinq) de paires de pattes abdominales rudimentaires appelées fausses-pattes. La larve subit de nombreuses mues et les organes externes de l'adulte, tels que les ailes, etc., sont formés sous l'exosquelette chitineux avant le stade de pupe. La pupe chez quelques papillons de nuit est enveloppée d'un cocon et appelée chrysalide.

Les Hyménoptères présentent des variations considérables dans les caractères de leurs larves. Chez les Porte-aiguillons, un grand nombre d'Entomophages, les Cynipides, etc., les larves sont des vers apodes incapables d'aller à la recherche de leur nourriture, mais chez les Siricides ce sont des formes hexapodes comme les Chenilles, qui sont quelquefois même pourvues de fausses pattes. Chez quelques Entomophages, les larves présentent des caractères très remarquables qui ont déjà été décrits dans un paragraphe spécial (Voy. pp. 390-93).

Avant d'entrer dans la considération de la valeur des diverses formes larvaires qui viennent d'être brièvement énumérées, il est nécessaire de dire quelques mots des modifications internes qui se produisent pendant la durée de la métamorphose. Dans les cas les plus simples, tels que ceux des Orthoptères et des Hémiptères où la métamorphose

est réduite à la formation graduelle des ailes, etc., dans une série de mues, les ailes apparaissent d'abord comme deux replis de l'épiderme au-dessous de la cuticule sur les deux segments thoraciques postérieurs. A la mue suivante ces replis sont revêtus par la cuticule de nouvelle formation et se montrent comme de petites saillies. A chacune des mues successives, ces saillies deviennent de plus en plus proéminentes par l'accroissement qu'a pris l'épiderme dans l'intervalle précédent. L'apparition d'organes tels que les ailes entraîne nécessairement des modifications internes dans la disposition des muscles, etc., du thorax, modifications qui marchent *pari passu* avec la formation des organes qui les déterminent. Les caractères de la métamorphose dans des formes telles que les Éphémérides diffèrent seulement de ce qui vient d'être décrit en ce que des organes provisoires sont rejetés en même temps que se forment les nouveaux organes.

Dans le cas des Holometabola, les phénomènes internes de la métamorphose sont de nature beaucoup plus remarquable. Les détails de nos connaissances à ce sujet sont surtout dus à Weissmann (nos 430 et 431). Les larves des Holometabola ont pour la plupart un mode de vie très différent de celui des adultes. Une série de transitions entre les deux formes est impossible, car les formes intermédiaires seraient pour la plupart incapables de vivre. La transition de l'état larvaire à l'état adulte est par conséquent plus ou moins soudaine et a lieu pendant l'état de pupe immobile. Beaucoup des organes externes de l'adulte sont cependant formés avant le stade de pupe, mais ne sont pas visibles à l'extérieur. Le mode de métamorphose holométabolique le plus simple peut trouver un exemple dans le développement de la *Corethra plumicornis*, espèce de Tipulide. Cette larve, comme celles des autres Tipulides, est dépourvue d'appendices thoraciques, mais avant la dernière mue larvaire et par conséquent peu avant le stade de pupe, il se forme certains organes appelés par Weissmann *disques imaginaux* (*histoblastes* de Künckel d'Herculais). Ces disques imaginaux sont chez le *Corethra* simplement des invaginations de l'épiderme. Il y a dans le thorax six paires de ces formations, trois dorsales et trois ventrales. Les trois ventrales sont attachées aux terminaisons des nerfs sensitifs et les membres de l'imago se forment comme des bourgeons de ces organes qui en augmentant de longueur prennent une forme spirale. Dans l'intérieur de ces bourgeons se forment les muscles, les trachées, etc., des membres, que Weissmann croit (sans preuves suffisantes, il me semble) dériver d'une prolifération des cellules du névrilemme. Les ailes sont formées par les deux disques imaginaux dorsaux postérieurs. L'hypoderme de la larve forme directement celui de l'imago.

L'état de pupe de la *Corethra* est relativement très court et les chan-

gements qui ont lieu dans les organes internes pendant sa durée peu considérables. Les muscles abdominaux de la larve forment pour la plupart sans changement, ceux de l'imago, tandis que les muscles thoraciques spéciaux, des ailes, etc., se développent directement pendant la fin de la période larvaire aux dépens des cordons de cellules déjà formés dans l'embryon.

Chez les Lépidoptères les transformations pendant le passage de l'état larvaire à l'état adulte ne sont pas beaucoup plus considérables que chez la *Corethra*. Des disques imaginaux semblables donnent naissance, pendant les dernières périodes larvaires, aux ailes, etc. Les transformations internes sont un peu plus considérables pendant l'état de pupe qui est lui-même plus long. Des modifications importantes ont lieu et de nouvelles formations apparaissent en rapport avec le tube digestif et les systèmes nerveux et musculaire.

Les transformations qui ont lieu dans les Mouches vraies (Muscides) sont beaucoup plus compliquées que chez la *Corethra* ou les Lépidoptères. L'abdomen de la larve de *Musca* se transforme directement en l'abdomen de l'imago, comme dans les types précédents, mais l'épiderme tout entier et les appendices de la tête et du thorax sont dérivés des disques imaginaux qui se forment en dedans et (autant qu'on le connaît du moins) indépendamment de l'épiderme de la larve ou de l'embryon. Ces disques imaginaux sont de simples masses de cellules en apparence indifférentes qui, pour la plupart, apparaissent à la fin de la vie embryonnaire et sont attachées aux nerfs ou aux trachées. Ils augmentent de dimension pendant la vie larvaire, et pendant l'état de pupe relativement long ils s'unissent pour donner naissance à un épiderme continu d'où les membres se détachent comme des prolongements. L'épiderme de la partie antérieure de la larve est simplement rejeté et ne prend pas part à la formation de l'épiderme de l'adulte.

Il y a une paire de disques céphaliques imaginaux et six paires de disques thoraciques. Deux paires, l'une dorsale et l'autre ventrale, donnent naissance à chaque anneau thoracique et à ses appendices.

Bien que, comme on l'a vu plus haut, aucun fait n'ait été produit pour montrer que les disques imaginaux de la Mouche dérivent de l'épiblaste embryonnaire, néanmoins leur mode d'accroissement et leur destinée prouvent sans l'ombre d'un doute qu'ils sont homologues aux disques imaginaux de la *Corethra*. Leur première origine mériterait bien de faire l'objet de nouvelles recherches.

La métamorphose des organes internes est plus frappante encore que celle des organes externes. Il se produit une destruction totale ou partielle de tous les organes internes à l'exception des organes génitaux. Pour le tube digestif, les tubes de Malpighi, le cœur et le système nerveux central, la destruction n'est que partielle et a été appelée par Weissmann histolyse. Les cellules de ces organes subissent la dégé-

nérescence graisseuse, les noyaux seuls persistent dans quelques cas. L'espèce de plasma qui résulte de cette dégénérescence conserve la forme des organes et est destiné à reconstituer les organes correspondants de l'imago. Les trachées, les muscles et les nerfs périphériques et une partie antérieure du tube digestif sont entièrement détruits. Ils semblent se reformer aux dépens de cellules granuleuses dérivées de l'énorme corps adipeux (1).

(1) De nouvelles recherches sur le développement post-embryonnaire des Insectes ont été publiées par Künckel d'Herculais (1), par Ganin (2) et par Viallanes (3). Le premier a montré que chez la Volucelle les histoblastes (disques imaginaux du texte) sont toujours rattachés à l'hypoderme (épiderme) du tégument par un pédicule et paraissent par conséquent en dériver directement. Ces formations sont au nombre de 24 ; 20 à la partie antérieure du corps, 4 à la partie postérieure. Parmi les premiers, quatre paires spéciales sont destinées à former les antennes, les yeux, le labre et la lèvre inférieure, et deux paires, l'une ventrale, l'autre dorsale, à constituer chacun des segments du thorax, la paire ventrale donnant naissance aux pattes et à la portion sternale des téguments, la paire dorsale aux appendices dorsaux (cornes stigmatifères, ailes ou balanciers) et à la partie dorsale des téguments. Enfin les quatre histoblastes de l'extrémité de l'abdomen sont l'origine de l'armure génitale. Dans ce type les histoblastes des yeux et des antennes sont séparés dès l'origine tandis que chez la Mouche (Weismann, Ganin, Viallanes) ils dérivent d'une paire de disques, unique tout d'abord, qui se divise plus tard en deux.

Chez la Mouche, les recherches de Ganin faites par la méthode des coupes ont montré que, comme l'avait déjà signalé Weismann, les disques imaginaux dérivent de l'hypoderme des trachées ou du névrilemme. Au début ils consistent dans un épaississement de ces membranes constitué par du protoplasma renfermant de nombreux noyaux. Plus tard dans cette masse apparaît une fente semi-lunaire qui la divise en deux lames, l'une provisoire destinée à disparaître, l'autre essentielle qui seule prendra part à la formation des organes nouveaux. Celle-ci se divise elle-même en deux couches, l'une externe (par rapport à l'axe de la larve), épiblastique, l'autre interne, mésoblastique. La figure 205 empruntée à Viallanes montre la structure d'un disque imaginal complètement développé. Les observations de cet auteur confirment en général celles de Ganin, mais elles tendent à montrer que les globules du sang de la larve peuvent prendre part à la formation du mésoblaste des disques imaginaux.

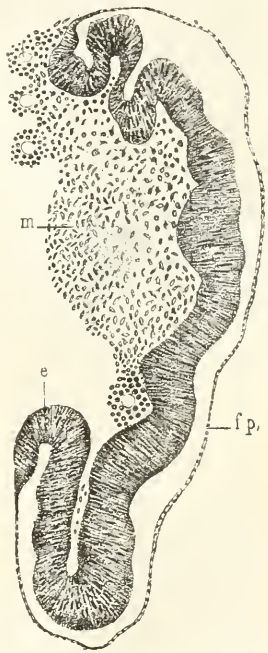


Fig. 209. — Coupe d'un disque imaginal de Mouche (d'après Viallanes) (*).

La lame provisoire du disque disparaît et la partie centrale de l'épiblaste se développe pour former le membre, sa partie périphérique constitue le tégument correspon-

(1) Künckel d'Herculais. *Recherches sur l'organisation et le développement des Volucelles*, 1re partie. Paris, 1875.

(2) Ganin. Matériaux pour l'histoire du développement post-embryonnaire des Insectes (*Travaux de la société des médecins et des naturalistes russes de Varsovie*, 1876). L'exposé des résultats de ce mémoire écrit en russe est tiré du résumé publié dans le *Jahresberichte* de Hoffmann et Schwalbel

(3) Viallanes. Recherches sur l'histologie des Insectes et les phénomènes histologiques qui accompagnent le développement de ces animaux (*Annales des sciences naturelles* 6e série, XIV, sous presse).

(*) *e*, épiblaste. — *m*, mésoblaste. — *fp*, lame provisoire.

Les phénomènes du développement des Muscides revêtent incontestablement un caractère assez surprenant. Laissant pour le moment la question de

dant et va se souder à ses congénères pour limiter la cavité du corps. Les stigmates et les principaux troncs trachéens de l'imago se forment par invagination de l'épiblaste des disques : quelques-unes des trachées dérivent cependant directement de celles de la larve. Les tendons sont également constitués par des enfoncements tubulaires de l'épiblaste dans la lumière desquels se fait un dépôt de chitine.

D'après Ganin, le mésoblaste des disques imaginaux serait l'origine unique de tous les muscles et des nerfs périphériques de l'imago. Tous les tissus larvaires à l'exception du système nerveux et de l'épithélium intestinal sur lesquels nous reviendrons plus loin, seraient détruits par dégénérescence et serviraient seulement de matériaux nutritifs pour la formation des tissus nouveaux. Weismann, qui n'attribuait aux disques imaginaux d'autre rôle que la formation de l'épiblaste de l'imago, avait cependant déjà vu au milieu des tissus larvaires détruits par dégénérescence des corps problématiques qu'il appelait *boules à noyaux* (Kornchenkugeln). C'étaient des sphères formées d'une substance granuleuse revêtue d'une membrane et renfermant des noyaux dans leur intérieur ; les unes étaient grosses, les autres petites. Weismann pensa que les secondes étaient un état moins avancé du développement des premières. Comme aucun caractère ne permettait de distinguer les éléments renfermés dans les boules à noyaux des cellules embryonnaires qui commençaient à former les jeunes muscles, il émit l'hypothèse que les muscles pourraient dériver de ces éléments problématiques. Ganin, qui ne retrouva que les petites boules à noyaux, les considéra comme un produit de la fragmentation de la substance contractile des muscles et ne leur attribua aucun rôle important. Viallanes au contraire a suivi la formation des petites et des grosses boules à noyaux et a constaté que c'étaient des formations distinctes dérivant les unes des muscles, les autres du corps adipeux.

Quelques-uns des muscles de la larve disparaissent par dégénérescence, mais la plus grande partie se détruisent par un processus spécial ; les noyaux musculaires prolifèrent des éléments cellulaires qui se multiplient à leur tour et devant l'envahissement desquels la substance contractile se résorbe. Ces éléments à divers états de leur évolution ne sont autre chose que les petites boules à noyaux de Weismann.

Les éléments du corps adipeux de leur côté subissent l'évolution suivante; dans leur protoplasma apparaissent d'une manière qui semble simultanée un grand nombre de granules composés d'une partie centrale qui se colore par le carmin et d'une bordure périphérique qui reste incolore. La cellule adipeuse remplie de ces formations est la grosse boule à noyaux de Weismann. A un moment donné elle se désagrège et les éléments qu'elle contenait se dispersent dans la cavité générale. Comme Weismann Viallanes constate qu'aucun caractère physique ne permet de distinguer les éléments ainsi produits des cellules embryonnaires qui forment les muscles des ailes et que tout semble indiquer qu'elles en sont l'origine. Pour le développement des autres muscles les observations de Viallanes confirment celles de Ganin.

Viallanes a également suivi l'histolyse des trachees et des glandes salivaires, ces formations homologues (Voy. p. 386) se résorbent exactement de la même manière, leurs éléments prolifèrent de telle sorte qu'elles arrivent à n'être plus que des tubes chitineux entourés de nombreuses cellules embryonnaires comme au moment de leur première formation. Plus tard, ces cellules se dispersent dans la cavité du corps de la pupe et se mélangent aux autres éléments.

En somme la destruction des tissus larvaires est une évolution régressive, un retour à l'état embryonnaire.

Dans l'abdomen, à part les disques de l'armure génitale signalés par Künckel il n'existe pas de disques imaginaux proprement dits. Mais Ganin a vu que dans chaque segment l'hypoderme de la larve s'épaissit sur quatre points différents, deux dorsaux et deux ventraux où ses grandes cellules se multiplient et passent à l'état embryonnaire. Puis chacun de ces épaississements se dédouble en deux couches dont l'externe épiblastique forme l'hypoderme de l'imago et l'interne mésoblastique, les muscles, etc. D'après l'auteur russe la transformation en cellules embryonnaires s'étend dans la suite à tout le reste de l'hypoderme. D'après les observations de Viallanes au contraire une fois ces épaississements formés tout le reste de l'hypoderme larvaire entre en dégénérescence et plus tard est remplacé par les produits de l'extension des épaississe-

l'origine du stade de pupe sur laquelle je reviendrai, on admettra dans tous les cas que pendant le stade de pupe, la larve subit une série de transformations qui, si elles avaient eu lieu lentement et par degrés, auraient impliqué dans un cas tel que celui de la Mouche, un renouvellement complet quoique graduel des tissus. Tel étant le cas, les cellules des organes communs à la larve et à l'imago ne seraient pas, dans le cours naturel des choses, les mêmes cellules que celles de la larve, mais leurs descendantes. Nous pourrons par conséquent nous attendre à trouver dans la conversion rapide des organes de la larve en ceux de l'adulte quelques condensations, pour ainsi parler, du processus de division cellulaire ordinaire. De telles condensations sont probablement représentées dans l'histolyse par les organes internes, et dans la formation des disques imaginaux pour les organes externes, et je pense que de nouvelles recherches montreront que les disques imaginaux des Muscides dérivent de l'épiblaste de l'embryon. Ces considérations sont loin d'expliquer toutes les intéressantes observations de Weismann, mais il faut, je crois, en chercher l'explication dans cette direction,

Des phénomènes plus ou moins parallèles à ceux observés chez les Insectes se rencontrent chez les Platyelminthes et chez les Echinodermes. Les quatre invaginations discoïdales de la peau d'un grand nombre de larves de Némertiens (p. 182) qui donnent naissance à la paroi somatique permanente de la Némerte peuvent être comparées aux disques imaginaux. Le rejet subséquent de la peau du Pilidium ou de la larve de Desor est un phénomène comparable à la résorption d'une partie du tégument larvaire de la Mouche. La formation d'un tégument indépendant dans la première forme larvaire des Distomiens et des Cestodes peut être comparée à la formation en apparence indépendante des disques imaginaux chez la Mouche.

Le fait que dans le plus grand nombre des cas, il est possible de constater une connexion intime entre le milieu d'une larve et son organisation, prouve de la manière la plus claire que *les caractères du plus grand nombre des formes larvaires d'Insectes existantes doivent leur origine à des adaptations secondaires*. Quelques exemples feront comprendre ce point.

Dans les types de métamorphose les plus simples comme chez les Orthoptères proprement dits, la larve a exactement les mêmes mœurs que l'adulte. La forme de chenille est revêtue par les larves phytophages chez les Lépidoptères, les Hyménoptères et les Coléoptères; lorsque la larve n'a pas à aller à la recherche de sa nourriture, elle prend la forme apode vermiforme. L'existence de cette forme apode est particulièrement remarquable chez les Hyménoptères, en ce que des rudiments

ments. Ces épaississements doivent être considérés comme des disques imaginaux incomplètement différenciés de l'épiblaste.

Gamin a suivi la métamorphose du tube digestif. Le tube digestif de la larve disparaît entièrement, mais quelques-unes des cellules de chacune de ses trois parties, mésentéron, stomodæum et proctodæum persistent et se multiplient pour constituer l'épithélium des parties correspondantes du tube digestif de l'imago.

Quant au système nerveux, les transformations histolytiques dont il est le siège ne sont que très imparfaitement connues, nous aurons à y revenir à propos du développement des yeux (Voy. le 2e volume) (*Trad.*).

des appendices thoraciques et abdominaux existent chez l'embryon et disparaissent chez la larve (1). Le cas de la larve de *Sitaris* décrit plus haut (p. 394) fournit une autre preuve très frappante de l'adaptation de l'organisation de la larve à ses mœurs.

De là il résulte que le développement des formes telles que les Orthoptères proprement dits, est plus primitif que celui des formes holométaboliques, conclusion qui s'accorde avec le fait que les données de l'anatomie et de la paléontologie montrent dans les Orthoptères un groupe d'insectes très primitif.

Fig. 210. — Moitié antérieure de *Campodea fragilis* (empruntée à Gegenbaur, d'après Palmer) (*).

Ces arguments s'appliquent probablement avec plus de force encore au cas des Thysanoures, et il semble probable que ce groupe est allié de plus près qu'aucun autre, aux ancêtres aptères primitifs des Insectes (2). Les caractères des appendices buccaux dans ce groupe, la simplicité de leur métamorphose et la présence d'appendices abdominaux (fig. 210), tout est en faveur de cette vue qui trouve encore un argument dans la ressemblance de l'adulte avec les larves des Pseudonévroptères, etc. Les Thysanoures et les Collembola ne doivent cependant pas être regardés comme appartenant à la véritable souche ancestrale des Insectes, mais comme des parents dégénérés de cette souche, de même que l'Amphioxus et les Ascidiens sont des parents dégénérés de la souche ancestrale des Vertébrés, et le *Peripatus*, de celle des Trachéates. Il est probable que toutes ces formes ont pu conserver leurs caractères primitifs à cause de leur état dégénéré qui les a empêchés d'entrer en compétition dans la lutte pour l'existence avec leurs parents mieux doués. Bien que d'une manière générale il soit évident qu'on ne peut s'attendre à ce que les formes larvaires des Insectes jettent beaucoup de lumière sur la nature des ancêtres de ce groupe d'animaux, il me paraît cependant probable que des formes telles que les chenilles des Lépidoptères ne sont pas absolument dépourvues de signification à cet égard. Il est facile de concevoir que même une forme larvaire secondaire peut avoir été produite par le prolongement d'un des stades embryonnaires, et la ressemblance générale d'une chenille avec le

(1) Chez les Cynipides cependant il n'existe des membres thoraciques ou abdominaux à aucune période du développement (Weismann, *loc. cit.* — *Beitr. z. Anat. u. Emb. als festgabe J. Henle*, Bonn, 1882) (*Trad.*).

(2) Brauer et Lubbock (n° 421) ont fait remarquer les caractères primitifs de ces formes spécialement des Campodiens.

(*) *a*, antennes. — *p*, pattes. — *p'*, pattes post-thoraciques rudimentaires. — *s*, stigmates.

Peripatus et la conservation, par elle, des appendices post-thoraciques sont des faits qui paraissent venir à l'appui de cette hypothèse sur l'origine de la forme de chenille.

Les deux points les plus obscurs qui restent à traiter à propos de la métamorphose des Insectes, sont : 1° l'origine de l'état de pupe immobile, et 2° la fréquente dissemblance entre les appareils masticateurs de la larve et de l'adulte.

Il sera commode de traiter ces deux points ensemble, et l'on trouvera à ce sujet quelques remarques importantes dans Lubbock, (n° 420).

En s'appuyant sur les considérations déjà indiquées, on peut considérer comme certain que les Insectes sans état de pupe et à organisation larvaire très ressemblante à celle de l'adulte ont précédé les groupes holométaboliques existants. La métamorphose de ces derniers groupes a, par conséquent, eu pour point de départ quelque chose comme ce qui se passe chez les Orthoptères. Supposons qu'il soit devenu avantageux pour une espèce que la larve et l'adulte se nourrissent d'une manière un peu différente ; une différence dans le caractère de leurs pièces buccales se serait bientôt manifestée ; et comme un type de pièces buccales intermédiaire serait probablement désavantageux, la transition de la forme larvaire à la forme adulte des pièces buccales tendrait à se concentrer en une seule mue. A chaque mue ordinaire, il y a une courte période de repos, et cette période de repos deviendrait naturellement plus longue à la mue importante dans laquelle la transformation des pièces buccales s'effectuerait. De cette manière pourrait avoir apparu un état de pupe rudimentaire. L'état de pupe, une fois établi, pourrait facilement devenir un facteur plus important dans la métamorphose. Si la larve et l'imago continuaient à diverger l'une de l'autre, l'importance des transformations qui s'effectuent à l'état de pupe, s'accroîtrait d'une manière continue. Il serait probablement avantageux pour l'espèce que la larve ne possède pas d'ailes rudimentaires sans fonction, et la constitution des ailes en tant qu'organes externes serait par conséquent remise à l'état de pupe. Il en serait probablement de même pour les autres organes.

Les Insectes traversent d'ordinaire l'état de pupe pendant l'hiver dans les climats froids et pendant la saison sèche sous les tropiques, ce stade servant par conséquent à la protection de l'espèce pendant la période inclémente de l'année. Ces faits s'expliquent aisément en supposant que l'état de pupe a été secondairement adapté à jouer dans l'économie de l'espèce un rôle différent de celui auquel il doit son origine.

Hétérogamie. — Les cas d'alternances de générations qui se rencontrent chez les Insectes rentrent tous dans le chef défini dans l'Introduction sous le nom d'hétérogamie. L'hétérogamie chez les Insectes a été rendue possible par l'existence de la parthénogénèse qui, comme on l'a

vu dans l'Introduction, a été acquise par sélection naturelle et a déterminé la production de générations de formes parthénogénétiques par lesquelles est effectuée une économie évidente dans la reproduction. La parthénogénèse sans hétérogamie, se présente dans un grand nombre de formes. Chez les Abeilles, les Guêpes, un Hyménoptère térébrant, le *Nematus ventricosus*, les œufs non fécondés donnent naissance à des mâles. Dans deux genres de Lépidoptères (*Psyche* et *Solenobia*) les œufs non fécondés donnent naissance principalement, sinon uniquement à des femelles. L'hétérogamie ne se présente dans aucun de ces types ; mais chez le *Psyche* et le *Solenobia* on ne trouve qu'accidentellement des mâles, de sorte qu'une série de générations dans lesquelles des œufs non fécondés produisent de jeunes femelles, est suivie par une génération produisant à l'aide d'œuf fécondés des jeunes des deux sexes. Il serait intéressant de savoir si les femelles non fécondées ne donneraient pas naissance après un certain nombre de générations, à la fois à des mâles et à des femelles : les analogies rendent cette occurrence probable. Dans les cas de véritable hétérogamie, la parthénogénèse est devenue propre à certaines générations qui diffèrent par leurs caractères extérieurs des générations qui se reproduisent par voie sexuée. Les générations parthénogénétiques se montrent d'ordinaire lorsque la nourriture est abondante, tandis que les générations sexuées apparaissent à des intervalles qui sont souvent déterminés secondairement par la saison, le degré d'abondance de la nourriture, etc.

Un cas très simple de cette nature, se rencontre, si nous pouvons nous en rapporter aux recherches récentes d'Adler et de Lichtenstein (1), chez certains Insectes gallicoles (Cynipides). Ils ont trouvé que la femelle de la forme appelée *Spathegaster baccarum*, dans laquelle les mâles et les femelles sont abondants, produit une galle caractéristique, sur certaines feuilles dans lesquelles elle dépose ses œufs fécondés. Les œufs de ces galles donnent naissance à une forme ailée et en apparence adulte qui n'est pas cependant le *Spathegaster*, mais une espèce décrite comme appartenant à un genre distinct et appelé *Neuroterus ventricularis*. On ne trouve que des femelles de *Neuroterus* et elles pondent des œufs non fécondés dans des galles particulières d'où naît le *Spathegaster baccarum*. Là, nous avons un cas véritable d'hétérogamie, les femelles qui se reproduisent par parthénogénèse étant différentes de celles qui se reproduisent par voie sexuée. Un autre type intéressant d'hétérogamie est celui qui est depuis longtemps connu chez les Aphidiens. A l'automne, les femelles pondent des œufs fécondés qui donnent naissance au printemps à des femelles qui se reproduisent par voie parthénogénétique et vivipare. Les femelles vivipares diffèrent toujours des femelles qui pondent des œufs fécondés. Les organes gé-

(1) Lichtenstein, *Petites nouvelles entomologiques*, mai 1878.

nitaux sont nécessairement constitués d'une manière différente, et les œufs des femelles vivipares sont beaucoup plus petits que ceux des femelles ovipares, comme cela est en général le cas dans des formes vivipares et ovipares voisines ; mais en outre les premières sont d'ordinaire aptères, tandis que les dernières sont ailées. Le contraire a cependant quelquefois lieu. Un nombre indéfini de générations de femelles vivipares peut être obtenu en les gardant artificiellement à une température élevée et leur fournissant une nourriture abondante ; mais dans les circonstances naturelles, les femelles vivipares produisent à l'automne des mâles et des femelles qui pondent des œufs à coque résistante et conservent ainsi l'espèce pendant l'hiver. L'hétérogamie des Coccides, voisins des Aphides est à peu près la même que chez ces derniers. Dans les cas des *Chermes* et du *Phylloxera*, les générations parthénogénétiques pondent leurs œufs de la manière normale.

Nous devons à Balbiani la connaissance de l'histoire complète du *Phylloxera quercus* (n° 401). Des femelles aptères pondent pendant l'été des œufs qui se développent parthénogénétiquement en femelles aptères qui continuent à se reproduire de la même manière. Les œufs qui sont pondus à l'automne cependant, donnent naissance, en partie, à des formes ailées et en partie à des formes aptères. Ces deux formes pondent des œufs de deux grosseurs qui se développent respectivement les plus petits en mâles très petits, les plus gros en femelles dépourvues d'organes digestifs. Les œufs fécondés pondus par ces formes donnent probablement naissance aux femelles parthénogénétiques.

Un cas remarquable d'hétérogamie accompagnée de pædogénèse a été découvert par Wagner chez certaines espèces de *Cecidomyia* (*Miastor*), genre de Diptères. La femelle pond un petit nombre d'œufs dans l'écorce des arbres, etc. Ces œufs se développent pendant l'hiver en larves dans lesquelles les ovaires se forment de bonne heure. Les œufs se détachent dans la cavité générale entourés par leurs follicules et s'accroissent aux dépens de ces follicules. Ils commencent bientôt à subir un véritable développement, et après leur éclosion restent quelque temps dans la cavité générale du parent et se nourrissent de ses viscères. Ils sortent enfin de la peau vide du parent et reproduisent de nouvelles générations de larves de la même manière. Après plusieurs générations les larves subissent au printemps suivant une métamorphose et se développent en la forme sexuée.

Un autre cas de pædogénèse est celui des larves de *Chironomus* qui, comme l'a montré Grimm (n° 413), pondent des œufs qui se développent en larves exactement de la même manière que les œufs fécondés.

(401) M. Balbiani. Observations s. la reproduction d. Phylloxera du Chêne (*An. Sc. Nat.*, 5e série, XIX. 1874).

(402) E. Bessels. Studien ü. d. Entwicklung d. Sexualdrüsen bei den Lepidoptera (*Zeit. f. wiss. Zool.*, XVII. 1867).

(403) Alex. Brandt. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte d. Libellulida u. Hemiptera mit besonderer Berücksichtigung d. Embryonalhüllen derselben (*Mém. Acad. Pétersbourg*, 7e série, XIII. 1869).

(404) Alex. Brandt. *Ueber das Ei u. seine Bildungsstätte.* Leipzig, 1878.

(405) O. Bütschli. Zur Entwicklungsgeschichte d. Biene (*Zeit. f. wiss. Zool.*, XX. 1870).

(406) H. Dewitz. Bau u. Entwicklung d. Stachels, etc. (*Zeit. f. wiss. Zool.*, XXV et XXVIII. 1875-1877).

(407) H. Dewitz. Beiträge zur Kenntniss d. Postembryonalentwicklung d. Gliedmassen bei den Insecten (*Zeit. f. wiss. Zool.*, XXX. Supplement. 1878).

(408) A. Dohrn. Notizen zur Kenntniss d. Insectenentwicklung (*Zeit. f. wiss. Zool.*, XXVI. 1876).

(409) M. Fabre. L'hypermétamorphose et les mœurs des Méloïdes (*An. Sc. Nat.* 4e série, VII. 1857).

(410) Ganin. Beiträge zur Erkenntniss d. Entwicklungsgeschichte d. Insecten (*Zeit. f. wiss. Zool.*, XIX. 1869).

(411) V. Graber. *Die Insecten.* München, 1877.

(412) V. Graber. Vorlauf. Ergeb. üb. vergl. Embryologie d. Insecten (*Archiv f. mikr. Anat.*, XV. 1878).

(413) O. v. Grimm. Ungeschlechtliche Fortpflanzung einer Chironomus Art. u. deren Entwicklung aus dem unbefruchteten Ei (*Mém. Acad. Pétersbourg*, 1870).

(414) B. Hatschek. Beiträge zur Entwicklung d. Lepidopteren (*Jenaische Zeitschrift*, XI).

(415) A. Kölliker. Observationes de primâ insectorum genese, etc. (*Ann. Sc. Nat.*, 2e série, XX. 1843).

(416) A. Kowalevsky. Embryologische Studien an Würmern u. Arthropoden (*Mém. Ac. imp. Pétersbourg*, 7e série, XVI. 1871).

(417) C. Kraepelin. Untersuchungen üb. d. Bau, Mechanismus u. d. Entwick. des Stachels d. bienartigen Thiere (*Zeit. f. wiss. Zool.*, XXIII. 1873).

(418) C. Kupffer. Faltenblatt an d. Embryonen d. Gattung Chironomus (*Arch f. mikr. Anat.*, II. 1866).

(419) R. Leuckart. *Zur Kenntniss d. Generationswechsels u. d. Parthenogenese b. d. Insecten.* Frankfurt, 1858.

(420) Lubbock. *Origin and Metamorphosis of Insects.* 1874.

(421) Lubbock. *Monograph on Collembola and Thysanura.* Ray Society, 1873.

(422) Melnikow. Beiträge z. Embryonalentwicklung d. Insecten (*Archiv f. Naturgeschichte*, XXXV. 1869).

(423) E. Metschnikoff. Embryologische Studien an Insecten (*Zeit. f. wiss. Zool.*, XVI. 1866).

(424) P. Meyer. Ontogenie und Phylogenie d. Insecten (*Jenaische Zeitschrift*, X. 1876).

(425) Fritz Müller. Beiträge z. Kenntniss d. Termiten (*Jenaische Zeitschrift*, IX. 1875).

(426) A. S. Packard. Embryological Studies on *Diplex*, *Perithemis*, and the Thysanurous genus *Isotoma* (*Mem. Pealody Acad. Science*, I, 2. 1871).

(427) Suckow. Geschlechtsorgane d. Insecten. (*Heusinger's Zeitschrift f. organ. Physik*, II. 1828).

(428) Tichomiroff. Ueber die Entwicklungsgeschichte des Seidenwürms (*Zoologischer Anzeiger*, II. Jahr. n° 20 (Communication provisoire).

(429) Aug. Weismann. Zur Embryologie d. Insecten (*Archiv f. Anat. und Phys.* 1864).

(430) Aug. Weismann. Entwicklung d. Dipteren (*Zeit. f. wiss. Zool.*, XIII et XIV. Leipzig, 1863-4).

(431) Aug. Weismann. Die Metamorphose d. *Corethra plumicornis* (*Zeit. f. wiss. Zool.*, XVI. 1866).

(432) N. Wagner. Beitrag z. Lehre d. Fortpflanzung d. Insectenlarven (*Zeit. f. wiss. Zool.*, XIII. 1860).

(433) Zaddach. *Untersuchungen üb. d. Bau u. d. Entwicklung d. Gliederthiere.* Berlin, 1854.

ARACHNIDES (1).

Le développement de plusieurs des divisions de ce groupe important a été suivi ; et il conviendra de traiter d'abord séparément de l'histoire particulière de chacune de ces divisions, puis de consacrer ensuite un paragraphe spécial au développement des organes pour le groupe tout entier.

Scorpionides. — Le développement embryonnaire a toujours lieu dans le corps de la femelle du Scorpion. Chez le *Buthus*, il s'effectue dans des protubérances en forme de follicules des parois de l'ovaire. Chez le *Scorpio*, le développement commence aussi pendant que l'œuf est encore dans le follicule ; mais, lorsque le tronc commence à se segmenter, l'embryon passe dans le tube ovarien. La principale autorité pour le développement des Scorpionides est Metschnikoff (n° 434).

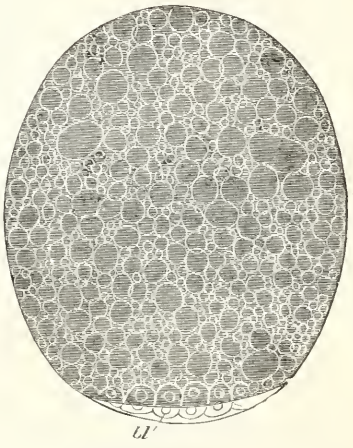


Fig. 211. — OEuf de Scorpion avec le blastoderme déjà formé montrant la segmentation partielle (d'après Metschnikoff) (*).

Au pôle de l'œuf dirigé vers le tube ovarique, se différencie un disque germinatif qui subit une segmentation partielle (fig. 211, *bl*). Il se forme ainsi un blastoderme cupuliforme d'une seule couche de cellules qui s'épaissit bientôt au centre et se divise en deux feuillets. Le feuillet externe est l'épiblaste, l'interne, le mésoblaste. Au-dessous du mésoblaste apparaissent plus tard des cellules granuleuses qui forment le commencement de l'hypoblaste (2).

Pendant la formation du blastoderme, il se constitue autour de l'embryon une enveloppe cellulaire dont l'origine est douteuse bien que Metschnikoff la considère comme dérivée probablement du blastoderme et homologue à l'amnios des Insectes. Elle devient double dans les stades plus avancés (fig. 213).

(1)

I. Arthrogastres.
1. Scorpionides.
2. Pédipalpes.
3. Pseudoscorpionides.
4. Solifuges.
5. Phalangides.

II. Aranéides.
1. Tétrapneumones.
2. Dipneumones.

III. Acariens.

(2) L'origine des cellules hypoblastiques, si ces cellules sont telles, est obscure. Metschnikoff les fait dériver avec doute des cellules blastodermiques ; d'après mes recherches sur les Araignées, il me paraît plus probable qu'elles se forment dans le vitellus.

(*) *bl*, blastoderme.

Pendant la différenciation des trois feuillets embryonnaires, le disque germinatif devient un peu pyriforme, l'extrémité pointue étant dirigée en arrière ; cette extrémité est un épaississement spécial équivalent peut-être au cumulus primitif des Araignées. Le disque germinatif continue à s'étendre graduellement au-dessus du vitellus, mais l'aire pyriforme originelle est plus épaisse que le reste et est limitée en avant et en arrière par un sillon peu profond. Elle constitue une formation correspondante à la plaque ventrale des autres Trachéates. Elle se creuse bientôt d'un sillon longitudinal peu profond (fig. 212, A) qui plus tard, devient moins distinct. Elle est ensuite divisée en trois parties par deux lignes transversales (1).

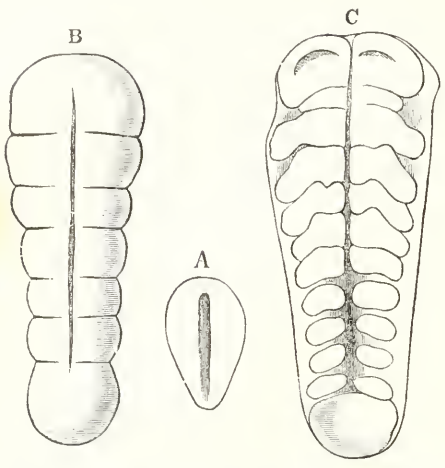


Fig. 212. — Trois vues de face de la plaque ventrale de l'embryon de Scorpion (d'apres Metschnikoff) (*).

Dans les stades suivants, l'antérieure de ces trois parties se distingue comme lobes procéphaliques et devient bientôt un peu plus large. De nouveaux segments s'ajoutent d'avant en arrière et la plaque ventrale tout entière augmente rapidement de longueur (fig. 212, B).

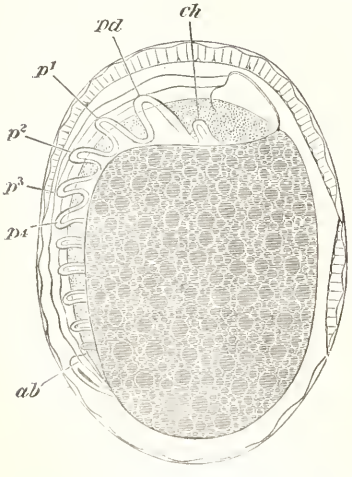


Fig. 213. — Embryon de Scorpion assez avancé enveloppé dans ses membranes (d'après Metschnikoff) (**).

(1) La destinée exacte des trois segments originels reste assez obscure d'après les données de Metschnikoff. Il croit cependant que le segment antérieur forme les lobes procéphaliques, le segment postérieur probablement le telson et les cinq segments caudaux adjacents, et le segment moyen, le reste du corps. Cette vue ne me paraît pas entièrement satisfaisante parce que, par analogie avec les Araignées et les autres Arthropodes, les nouveaux somites devraient se former par une segmentation continue du lobe postérieur.

(*) A, avant la division en segments. — B, après la formation de cinq segments. — C, après le commencement de la formation des appendices.

(**) *ch*, chélicères. — *pd*, pédipalpes. — p^1-p^4, appendices ambulatoires. — *ab*, post-abdomen (queue).

Lorsque dix segments sont formés, les appendices apparaissent comme des prolongements pairs des neuf segments postérieurs (fig. 212, C). Le second segment porte les pédipalpes, les quatre segments suivants, les quatre pieds ambulatoires et les quatre segments postérieurs, des appendices provisoires plus petits qui disparaissent plus tard à l'exception peut-être des seconds. Le segment antérieur situé immédiatement en arrière des lobes procéphaliques, est très petit et ne présente pas encore de rudiments des chélicères qui ne s'y forment que plus tard. Il paraîtrait, d'après les figures de Metschnikoff, se développer plus tard que les autres segments post-buccaux présents

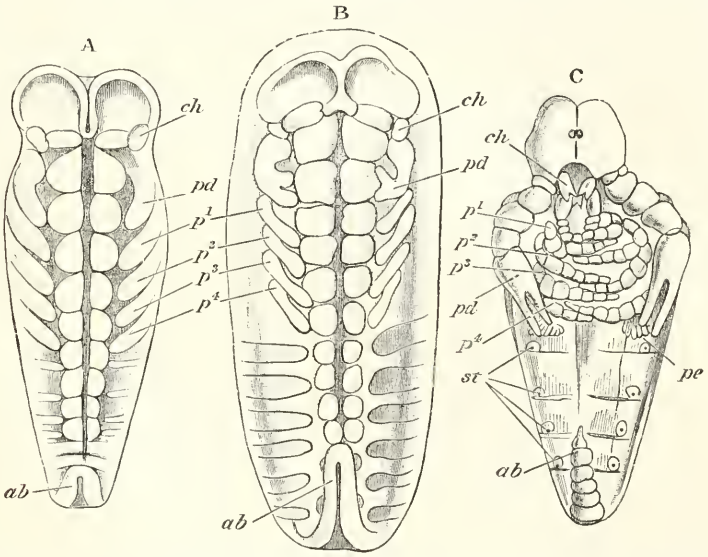


Fig. 214. — Trois stades du développement du Scorpion. Les embryons sont représentés redressés (d'apres Metschnikoff) (*).

à ce stade. La queue encore non segmentée devient très saillante et fait un angle de 180° avec le reste du corps sous la face ventrale duquel elle est recourbée.

Lorsque douze segments sont formés d'une manière définie, la région procéphalique est distinctement bilobée, et dans la gouttière médiane qui s'étend à sa surface s'est formé le stomodæum (fig. 214, A). Les chélicères (*ch*) apparaissent comme de petits rudiments sur le premier segment post-oral et les cordons nerveux sont distinctement différenciés et renflés en ganglions. A l'état embryonnaire, il y a un ganglion pour chaque segment. Le ganglion du premier segment, celui qui porte les chélicères, est très petit, mais incontestablement post-oral.

(*) *ch*, chélicères. — *pd*, pédipalpes. — p^1-p^4, appendices ambulatoires. — *pe*, peigne. — *st*, stigmates. — *ab*, post-abdomen (queue).

A ce stade, par une extension à laquelle prennent part les trois feuillets embryonnaires, le vitellus est complètement enveloppé par le blastoderme. C'est un fait remarquable qui n'a que peu d'analogues et seulement chez les Arthropodes que la situation du blastopore, c'est-à-dire du point où les membranes embryonnaires se rencontrent en enveloppant le vitellus, à la face dorsale de l'embryon.

Les relations générales de l'embryon vers ce stade sont montrées dans la figure 213 où l'embryon renfermé dans sa double membrane cellulaire est vu de profil. Cet embryon est à peu près du même âge que celui représenté par la face ventrale dans la figure 214, A.

On peut facilement comprendre la nature générale des transformations ultérieures en considérant les figures 214, B et C, mais quelques points sont à noter.

Une lèvre supérieure ou labre se forme comme un organe impair sur la ligne intermédiaire aux lobes procéphaliques. Les pédipalpes prennent la forme de pinces avant d'être articulés, et les chélicères acquièrent aussi de bonne heure leur forme caractéristique. Des appendices rudimentaires apparaissent sur les six segments situés en arrière des pattes ambulatoires, cinq d'entre eux sont visibles sur la figure 213, ils persistent seulement sur le second segment où ils semblent former les peignes. Le dernier segment abdominal, c'est-à-dire le plus voisin de la queue, ne porte pas d'appendices provisoires. La queue embryonnaire est divisée en six segments y compris le telson (fig. 214, C, *ab*). Les poumons (*st*) se forment par des invaginations paires dont les parois deviennent plus tard plissées, sur les quatre derniers segments pourvus de membres rudimentaires, et en même temps que disparaissent ces membres.

Pseudoscorpionides. — Le développement du *Chelifer* a été étudié par Metschnikoff (n° 436), et bien que (excepté en ce qu'il possède des trachées au lieu de sacs pulmonaires) il semble être très voisin du Scorpion, il en diffère cependant d'une manière frappante par son développement.

Les œufs après être pondus sont portés par la femelle attachés au premier anneau de l'abdomen. La segmentation (V. p. 102) est intermédiaire entre les types de segmentation complète et superficielle. L'œuf formé principalement de vitellus nutritif, se divise en deux, quatre, huit segments égaux (fig. 215, A). A la surface de ceux-ci apparaissent alors un ou plusieurs segments clairs et enfin une couche cellulaire complète se forme autour des sphères vitellines centrales (fig. 215, B) qui plus tard s'agglomèrent en une masse centrale. Les cellules superficielles forment ce que l'on peut appeler un blastoderme, qui bientôt se divise en deux feuillets (fig. 215, C). Il apparaît alors une seule paire d'appendices, les pédipalpes (fig. 216, A, *pd*), tandis qu'en même temps l'extrémité antérieure de l'embryon se développe en une saillie proboscidiforme remarquable, une lèvre supérieure temporaire (cachée dans la figure derrière le pédipalpe), et l'abdomen (*ab*) se recourbe en avant vers la face ventrale. La larve après avoir subi une mue éclôt à cet état très rudimentaire, mais reste encore

attachée à son parent. Après son éclosion, elle s'accroit rapidement et se remplit d'une substance transparente particulière. La première paire de pattes ambulatoires se forme en arrière des pédipalpes, puis les trois paires suivantes en même temps que les chélicères apparaissent en avant comme de petits rudiments. Il ne se montre pas encore de signes extérieurs de segmentation, mais le système nerveux se forme vers cette période. Les ganglions sus-œsophagiens sont particulièrement distincts et pourvus d'une cavité centrale, probablement formés par invagination comme chez les autres Arachnides. Dans les stades suivants (fig. 216, B), quatre paires d'appendices provisoires (visibles sous la forme de petits tubercules en *ab*) apparaissent en arrière des pieds ambulatoires. L'abdomen se recourbe en avant de façon à atteindre presque les pédipalpes. Dans les stades suivants (fig. 216, C) la

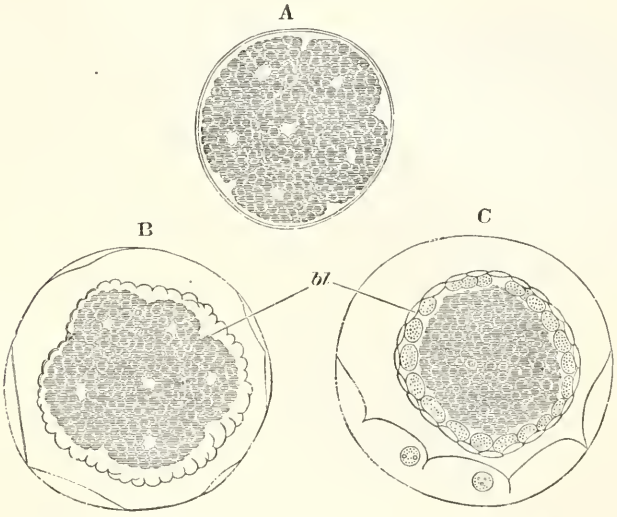


Fig. 215. — Segmentation et formation du blastoderme du *Chelifer* (d'après Metschnikoff) (*).

forme adulte est peu à peu atteinte. L'énorme lèvre supérieure persiste quelque temps mais s'atrophie plus tard et est remplacée par un labre normal. Les appendices situés en arrière des pieds ambulatoires s'atrophient et la queue se redresse peu à peu pour prendre sa position finale. La segmentation et l'accroissement graduel des membres n'exigent pas une description spéciale, et la formation des organes, autant qu'on la connaît, s'accorde avec les autres types.

La segmentation du *Chthonius* paraît être semblable à celle du *Chelifer* (Stecker, n° 437).

Phalangides. — Nos connaissances sur le développement des Phalangides sont malheureusement bornées aux stades avancés (Balbiani, n° 438).

(*) En A, l'œuf est divisé en segments distincts. — En B, sont apparues de petites cellules qui forment un blastoderme (*bl*) entourant les grosses sphères vitellines. — En C, le blastoderme est divisé en deux couches.

Ces stades ne paraissent pas cependant différer d'une manière très considérable de ceux des Araignées vraies.

Aranéides. — Les œufs des véritables Araignées sont ou pondus dans des nids construits spécialement pour eux, ou portés par les femelles. Des espèces appartenant à un grand nombre de genres : *Pholcus*, *Epeira*, *Lycosa*, *Clubione*, *Tegenaria*, et *Agelena* ont été étudiées par Claparède (n° 442), par Balbiani (n° 439), par Barrois, (n° 441) et par moi-même (n° 440), et la très grande similitude de leurs embryons ne laisse guère de doute sur le fait qu'il n'y a pas de

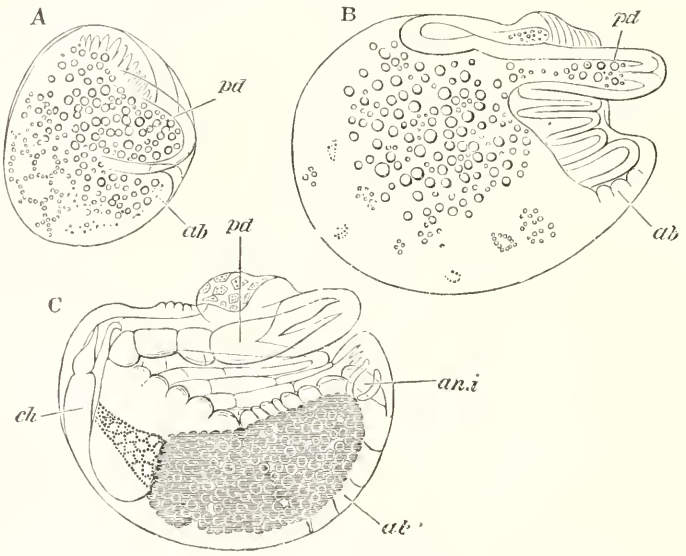


Fig. 216. — Trois stades du développement du *Chelifer* (d'après Metschnikoff) (*).

variations considérables dans le développement chez les divers représentants du groupe.

L'œuf est entouré d'une membrane vitelline, délicate, enveloppée à son tour par un chorion sécrété par les parois de l'oviducte. Le chorion est recouvert de nombreuses proéminences arrondies, et présente quelquefois une ornementation correspondant aux aires des cellules qui l'ont formé. La segmentation a déjà été décrite d'une manière complète (p. 106). Lorsqu'elle est achevée, l'œuf est enveloppé d'un blastoderme formé d'une seule couche de grandes cellules aplaties entourant un vitellus divisé en gros segments polygonaux ; chaque segment est composé de grosses sphérules vitellines, et renferme un noyau entouré par une couche de proto-

(*) *pd*, pédipalpes. — *ab*, abdomen. — *an.i*, invagination anale. — *ch*, chélicères.

plasma dont les prolongements étoilés réunissent les sphères vitellines. Le noyau entouré de la plus grande partie du protoplasma de chaque cellule vitelline, paraît en général être situé non au centre, mais sur un côté du segment vitellin.

La description suivante du développement des Araignées s'applique plus spécialement à l'*Agelena labyrinthica*, espèce qui a fait le sujet de mes recherches personnelles.

La première différenciation du blastoderme consiste en ce que les cellules de presque tout un hémisphère deviennent un peu plus columnaires que celles de l'autre hémisphère, et sur une aire peu étendue près d'une extrémité de l'hémisphère épaissi, deviennent plus columnaires encore que partout ailleurs et disposées en deux couches : Cette aire forme à la surface de l'œuf, une protubérance découverte primitivement par Claparède et appelée par lui le *cumulus primitif*. Au stade suivant, les cellules de l'hémisphère épaissi du blastoderme deviennent plus columnaires encore et une seconde aire, rattachée d'abord au cumulus par une traînée blanchâtre, fait son apparition. Il est à remarquer que le blastoderme, quoique épais de plus d'une cellule sur une grande partie de la surface ventrale n'est pas divisé en deux feuillets distincts. La seconde aire se montre comme une tache blanche et devient bientôt plus distincte tandis que la traînée qui la relie au cumulus disparaît. Elle est représentée vue de face dans la figure 218, A. Bien que mes observations sur ce stade ne soient pas entièrement satisfaisantes, il me paraît cependant probable qu'il y a un bourrelet longitudinal épaissi du blastoderme s'étendant du cumulus primitif à la large aire blanche. La coupe représentée dans la figure 217, que je crois être oblique, passe par ce bourrelet à son point le plus saillant.

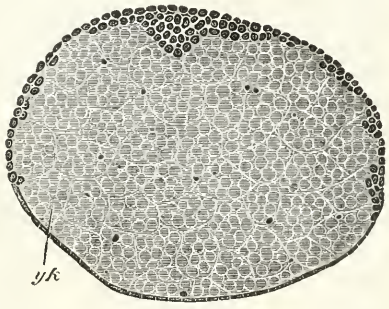


Fig. 217. — Coupe de l'embryon d'*Agelena labyrinthica* (*).

Les noyaux des cellules vitellines, aux stades qui viennent d'être décrits, se multiplient rapidement, et il se forme dans le vitellus des cellules qui rejoignent le blastoderme ; il n'est cependant pas douteux que la multiplication des cellules du blastoderme ne soit due surtout à la division des cellules blastodermiques originelles.

Au premier stade que j'ai pu observer ensuite, à la place de l'hé-

(*) Cette coupe est empruntée à un embryon du même âge que celui représenté dans la figure A, la plaque ventrale est à la partie supérieure. Sur la plaque ventrale on voit un épaississement en forme de carène qui donne naissance à la principale masse du mésoblaste.

yk, vitellus divisé en grosses cellules polygonales dans plusieurs desquelles on voit les noyaux.

misphère épaissi du blastoderme, est une plaque ventrale bien développée avec un lobe procéphalique en avant, un lobe caudal en arrière et une région intermédiaire creusée d'environ trois sillons transversaux qui indiquent une division en segments. Cette plaque est dans toute son étendue épaisse de une ou plusieurs couches de cellules, et les cellules qui la constituent se divisent en *deux feuillets distincts :* un épiblaste columnaire superficiel et une couche plus profonde de cellules mésoblastiques (fig. 221, A). Dans cette dernière couche on remarque plusieurs très grosses cellules qui sont en train de passer du vitellus au blastoderme. L'identification des organes visibles dans le stade précédent avec ceux visibles dans le stade actuel est très hypothétique, mais il me paraît probable que le cumulus primitif existe encore comme une légère saillie visible dans les vues de face sur le lobe caudal, et que l'autre plaque épaissie persiste et forme le lobe procéphalique. Quoi qu'il en soit, la signification du cumulus primitif paraît être qu'il est la partie du blastoderme, qui la première est formée de deux rangées de cellules (1).

Toute la partie du blastoderme extérieure à la plaque ventrale est constituée par une seule rangée de cellules épithéliales aplaties. Le vitellus conserve sa constitution originelle.

A ce stade, l'épiblaste et le mésoblaste sont différenciés d'une manière distincte, et il faut chercher l'homologue de l'hypoblaste dans les cellules vitellines. Ces cellules ne sont cependant pas entièrement hypoblastiques, puisqu'elles continuent pendant la plus grande partie du développement à donner naissance à de nouvelles cellules qui s'unissent au mésoblaste.

Le blastoderme de l'Araignée ressemble alors à celui d'un Insecte (excepté par l'absence de l'amnios), après l'établissement du mésoblaste et le mode de formation du mésoblaste dans les deux groupes est très semblable en ce que l'épaississement longitudinal du mésoblaste représenté dans la figure 217 est probablement l'homologue de la gouttière mésoblastique du blastoderme des Insectes.

La plaque ventrale continue à s'étendre rapidement, et à un stade un peu plus avancé (fig. 218, B), il y a six segments interposés entre les lobes procéphaliques et caudal. Les deux antérieurs (*ch* et *pd*), surtout le premier, sont moins distincts que les autres et il est probable que tous deux, ou au moins l'antérieur, se forment plus tard que les trois segments suivants. Ces deux segments sont les segments des chélicères et des pédipalpes. Les quatre segments suivants appartiennent aux quatre paires de pattes ambulatoires. Les segments forment des bandes transversales saillantes séparées par des sillons transversaux. A ce stade une gouttière peu marquée s'étend le long

(1) Diverses opinions ont été émises par Claparède et Balbiani sur la position et la signification du cumulus primitif. Elles sont discutées dans mon mémoire (n° 440).

de la ligne médiane ventrale, cette gouttière est surtout déterminée parce que la plaque mésoblastique originellement simple s'est divisée dans toute l'étendue de la plaque ventrale, excepté peut-être les lobes procéphaliques, en deux bandes, une de chaque côté de la ligne médiane (fig. 221, B).

Les segments continuent à se multiplier par l'addition continue de nouveaux segments entre le dernier formé et le lobe caudal. Les premiers rudiments des membres font leur apparition au stade à neuf seg-

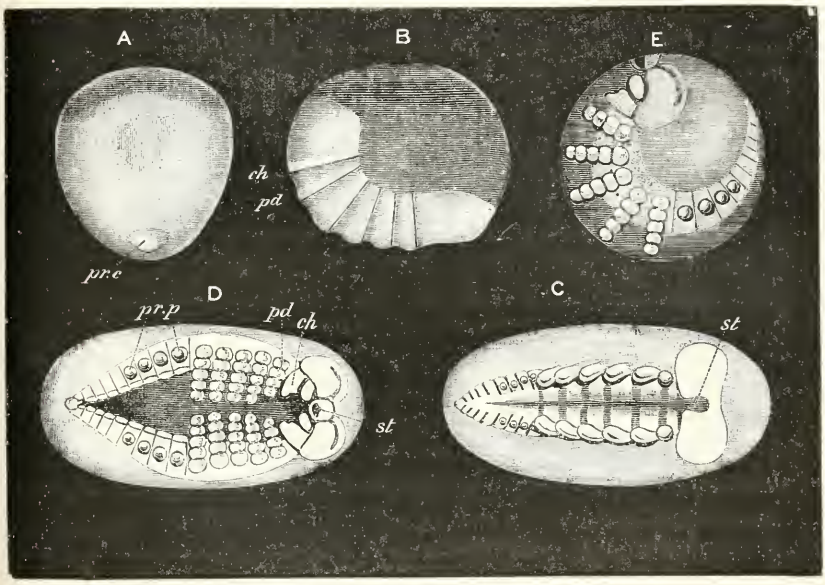


Fig. 218. — Quatre stades du développement de l'*Agelena labyrinthica* (*).

ments. Les pédipalpes et les quatre pattes ambulatoires apparaissent d'abord, le développement des chélicères, comme celui du segment auquel elles appartiennent, est en retard. Les membres apparaissent comme de petites protubérances au bord des segments. Au stade où ils se forment, la région procéphalique est devenue bilobée et les deux lobes dont elle est composée sont séparés par une dépression peu profonde.

Par un allongement continu, la plaque ventrale vient à former

(*) A, stade où la plaque ventrale est très imparfaitement différenciée. — *pr.c*, cumulus primitif. — B, œuf vu de profil après la division de la plaque ventrale en six segments. — *ch*, segment des chélicères imparfaitement séparé du lobe procéphalique. — *pd*, segment des pédipalpes. — C, plaque ventrale supposée déroulée après l'établissement du nombre complet des segments et des appendices. — *st*, stomodæum entre les deux lobes pré-oraux. En arrière des six paires d'appendices permanents, on voit quatre paires d'appendices provisoires. — D et E, deux vues d'un embryon au même stade, supposé déroulé. — E, vu de profil. — *st*, stomodæum. — *ch*, chélicères : on voit sur leur côté interne le ganglion qui leur appartient. — *pd*, pédipalpes. — *pr.p*, appendices provisoires.

autour de l'œuf un anneau équatorial presque complet, les lobes procéphaliques et caudal étant seulement séparés par un espace très étroit, la région dorsale de l'embryon non développée. Cette disposition est représentée en coupe longitudinale dans la figure 222. A cet état l'embryon peut être décrit comme présentant une *flexion dorsale*. A ce stade (fig. 218, *c*) les segments et les appendices ont atteint leur nombre définitif. Il y a en tout seize segments (y compris le lobe caudal). Les six premiers portent les appendices permanents de l'adulte, les quatre suivants sont pourvus d'appendices provisoires et les six derniers n'en portent jamais. Les faits qui méritent en outre d'être notés dans ce stade sont : 1° l'apparition d'une dépression peu profonde, le rudiment du stomodæum entre la partie postérieure des deux lobes procéphaliques; 2° l'apparition d'espaces soulevés du côté interne des six segments appendiculés antérieurs. Ce sont les rudiments des ganglions ventraux. Il est particulièrement digne de remarque que le segment des chélicères, comme les segments suivants, est pourvu de ganglions, et que les ganglions des chélicères sont entièrement distincts des ganglions sus-œsophagiens dérivés des lobes procéphaliques; enfin 3° la forme pointue du lobe caudal. Chez le *Pholcus* (Claparède, n° 442) le lobe caudal forme un organe saillant qui, comme le lobe caudal du Scorpion, se recourbe en avant sous la face ventrale de la partie du corps qui le précède immédiatement. Chez la plupart des Araignées, on ne trouve pas de lobe caudal saillant de ce genre. Pendant que l'embryon conserve encore sa flexion dorsale, des changements considérables s'effectuent dans sa constitution générale. Les appendices (fig. 218, D et E) deviennent imparfaitement articulés et se dirigent vers la région interne de façon à se rapprocher sur la ligne médiane. Dès le stade précédent, le tégument ventral entre les rudiments des ganglions est devenu beaucoup plus mince et a ainsi divisé la plaque ventrale en deux moitiés. Au stade actuel, les deux moitiés de la plaque ventrale sont encore plus séparées, et il y a du côté ventral un large espace couvert seulement d'une couche épiblastique délicate. Cette disposition est représentée vue de face (fig. 218, D) et en coupe (fig. 221, C).

Le stomodæum (*st*) est beaucoup plus visible et est limité en avant par une lèvre supérieure saillante et en arrière par une lèvre inférieure moins marquée. La lèvre supérieure devient moins visible dans les stades plus avancés et doit peut-être être comparée à la lèvre supérieure provisoire du *Chelifer*. Chaque lobe procéphalique est alors marqué par un sillon semi-circulaire profond.

La période du développement qui suit est caractérisée par le changement graduel de la flexion de l'embryon qui de dorsale devient ventrale, accompagnée par la division du corps en abdomen et céphalothorax et l'apparition graduelle des caractères de l'adulte.

Le changement dans la flexion de l'embryon est déterminé par l'allongement de la région dorsale qui jusqu'ici était à peine développée. Cet allongement augmente l'étendue de la face dorsale entre les régions procéphalique et caudale, et par conséquent détermine nécessairement l'écartement de ces deux lobes; mais, comme la plaque ventrale ne diminue pas de longueur en même temps et que l'embryon ne peut se redresser dans la coque de l'œuf, il s'incurve nécessairement du côté ventral.

S'il n'y avait qu'une petite quantité de vitellus nutritif, cette flexion déterminerait une courbure de l'embryon tout entier et rendrait naturellement la face ventrale de l'embryon concave. Mais,

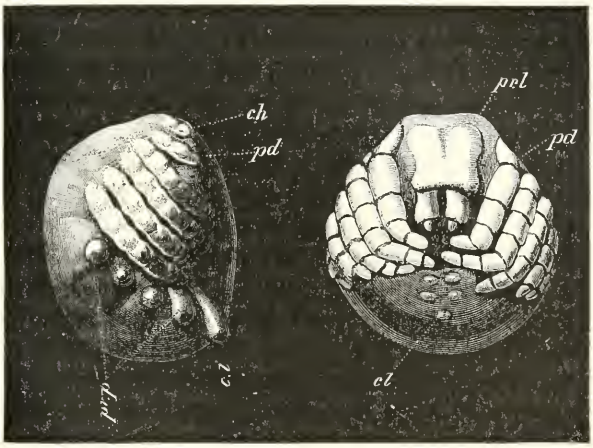


Fig. 219. — Deux stades avancés du développement de l'*Agelena labyrinthica* (*).

au lieu de cela, la flexion est d'abord limitée aux deux bandes qui forment la plaque ventrale. Ces bandes, comme le montre la figure 219, A, acquièrent une véritable flexion ventrale, mais le vitellus forme une saillie, une sorte de sac vitellin, comme l'appelle Barrois (n° 441), distendant le mince tégument qui sépare les deux bandes. Ce sac vitellin est représenté vu de face dans la figure 219, A et en coupe dans la figure 224. A une période plus avancée, lorsque le vitellus est en grande partie résorbé, la véritable nature de la flexion ventrale devient très visible, puisque l'abdomen de la jeune Araignée encore dans l'œuf est tout entier recourbé de façon à s'appliquer contre la face inférieure du thorax (fig. 219, B).

(*) A, embryon vu de profil au stade où le vitellus fait une énorme saillie à la face ventrale. L'angle des lignes d'insertion des appendices permanents et provisoires mesure la flexion ventrale.

— B, embryon presque prêt à éclore. L'abdomen qui n'a pas complètement acquis sa forme permanente est pressé contre le côté ventral du thorax. — *pr.l*, lobe procéphalique. — *pd*, pédipalpes. — *ch*, chéliceres. — *c.l*, lobe caudal. — *pr.p*, appendices provisoires.

Le caractère général des changements qui ont lieu pendant cette période du développement est montré dans les figures 219, A et B représentant deux de ces stades. Dans le premier, il n'y a pas encore de constriction entre le futur thorax et l'abdomen. Les quatre paires d'appendices provisoires ne montrent pas de signes d'atrophie, et l'extension de la flexion ventrale est montrée par l'angle formé par la ligne de leur insertion et celle des appendices antérieurs. Le vitellus a déterminé une tension énorme du tégument entre les deux moitiés de la plaque ventrale, comme le montre le fait qu'à un stade un peu antérieur à celui qui est figuré, les membres se croisaient sur la ligne médiane ventrale, tandis qu'à ce stade ils sont loin de se rencontrer. Les membres ont acquis tous leurs articles et les pédipalpes portent une lame tranchante sur leur article basilaire.

La face dorsale entre le lobe caudal saillant et les lobes procéphaliques forme plus d'un demi-cercle. Les tergums sont complètement formés et les limites qui les séparent, surtout dans l'abdomen, sont indiquées par des lignes transversales. Une grande lèvre inférieure limite alors le stomodæum, et la lèvre supérieure est un peu atrophiée. Au stade plus avancé (fig. 219, B), la plus grande partie du vitellus est rentrée dans l'abdomen qui est alors, jusqu'à un certain point, séparé du céphalothorax par une constriction. Les appendices des quatre somites abdominaux antérieurs ont disparu et le lobe caudal est devenu très petit. En avant de lui sont situées deux paires de mamelons fileurs. Une cuticule délicate est formée qui est bientôt rejetée dans une mue.

Acariens. — Le développement des Acariens, qui a été surtout étudié par Claparède (n° 416), est particulièrement remarquable par l'occurrence fréquente de plusieurs formes larvaires se suivant l'une l'autre après des mues successives. La segmentation (Voy. p. 104) se termine par la formation d'un blastoderme d'une seule couche de cellules entourant une masse vitelline centrale.

Une plaque ventrale se différencie de bonne heure comme un épaississement du blastoderme dans lequel s'observe bientôt une segmentation peu distincte. Chez le *Myobia*, Acarien parasite de la Souris commune, la plaque ventrale est divisée par cinq étranglements en six segments (fig. 220, A) dont les cinq antérieurs donnent bientôt naissance à des appendices pairs (fig. 220, B). Ces appendices sont les chélicères (*ch*), les pédipalpes (*pd*) et les trois premières paires de pattes (p^1-p^3). Du côté dorsal des chélicères, un épaississement saillant, la plaque ventrale, paraît correspondre aux lobes procéphaliques des autres Arachnides. La partie du corps située en arrière des cinq segments primitifs qui portent des appendices paraît se diviser au moins en deux segments. Chez les autres Acariens, les mêmes appendices que chez le *Myobia*, se forment, mais la segmentation antérieure de la plaque ventrale n'est pas toujours très évidente.

Chez le *Myobia*, l'embryon subit deux mues pendant qu'il est encore dans la coque primitive de l'œuf. La première est accompagnée par *la disparition*

totale en apparence des trois appendices pédiformes, et la coalescence complète des deux appendices gnathiformes en une trompe (fig. 220, C). Les pieds reparaissent avant la seconde mue. L'embryon est ainsi entouré par trois mem-

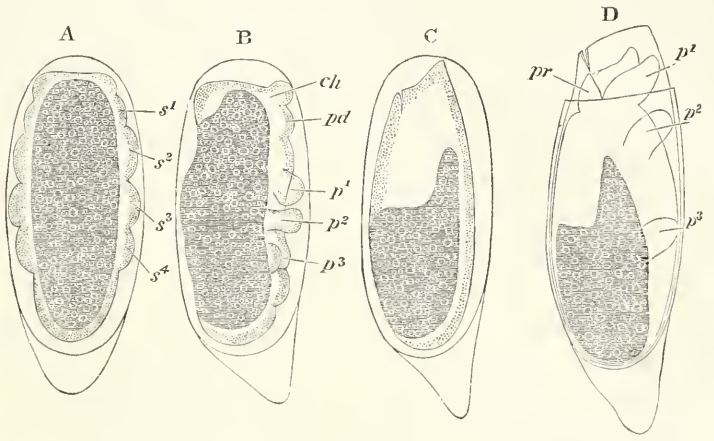


Fig. 220. — Quatre stades successifs du développement du *Myobia musculi* (d'après Claparède) (*).

branes successives : la coque de l'œuf originelle et deux membranes cuticulaires (fig. 220, D). Après la seconde mue, les appendices prennent leur forme définitive et l'embryon sort de l'œuf à l'état de larve hexapode. La quatrième paire d'appendices apparaît dans une métamorphose post-embryonnaire. La trompe forme les palpes rudimentaires de la seconde paire d'appendices, et deux stylets allongés représentant les chélicères.

Dans la Mite du fromage (*Tyroglyphus*), l'embryon subit deux mues qui ne sont pas accompagnées par les changements singuliers qui s'observent chez le *Myobia*, les chélicères et les pédipalpes se fusionnent cependant pour former la trompe. La première forme larvaire est hexapode et la dernière paire d'appendices se forme dans une mue subséquente.

Chez l'*Atax Bonzi*, forme parasite de l'*Unio*, le développement et la métamorphose sont plus compliqués encore que chez le *Myobia*. La première mue a lieu avant la formation des pattes et peu après la division de la plaque ventrale en segments. Les cinq paires antérieures de membres se développent de la manière ordinaire dans l'intérieur de la membrane cuticulaire qui résulte de la première mue. Ils subissent une différenciation considérable, les chélicères et les pédipalpes se rapprochant à l'extrémité antérieure du corps et les trois pattes ambulatoires devenant articulées et armées de griffes. Il se forme en même temps un œsophage, un estomac et un anneau nerveux circum-œsophagien. Lorsque la larve a atteint ce stade, la coque primitive de l'œuf se divise en deux valves et tombe, mais l'embryon reste renfermé dans la membrane cuticulaire détachée à la première mue. Cette membrane cuticulaire est appelée par Claparède le deutovum. Dans le deutovum, l'embryon

(*) s^1—s^4, segments post-oraux. — *ch*, chélicères. — *pd*, pédipalpes. — *pr*, trompe formée par la coalescence des chélicères et des pédipalpes. — p^1—p^3, appendices ambulatoires.

subit de nouveaux changements : les chélicères et les pédipalpes se fusionnent et forment la trompe ; il apparaît une cavité spacieuse avec des globules sanguins, et le tube digestif renfermant le vitellus se constitue.

La larve commence alors à se mouvoir, rompt la cuticule dans laquelle elle est enfermée et devient libre. Elle ne reste pas longtemps active, mais pénètre bientôt dans les branchies de son hôte, subit une nouvelle mue et devient immobile. La membrane cuticulaire de la mue qui vient de s'effectuer se gonfle par l'absorption de l'eau et devient sphérique. Des changements particuliers ont lieu dans les tissus, et les membres sont, comme chez le *Myobia*, presque résorbés, persistant seulement comme de petits tubercules. La larve nage sous la forme d'un corps sphérique dans sa coque. Puis les pieds se développent de nouveau et il s'en forme une quatrième paire. La trompe donne naissance inférieurement aux palpes (les pédipalpes). La larve redevient libre et entre autres changements, les chélicères se développent de la trompe. Une nouvelle mue accompagnée d'une période de repos intervient entre cette seconde forme larvaire et l'état adulte.

Les changements dans les appendices qui paraissent communs aux Acariens, en général, sont le développement tardif de la quatrième paire de pattes, d'où résulte l'occurrence constante d'une larve hexapode et la fusion précoce des chélicères et des pédipalpes pour former une trompe dans laquelle on ne peut reconnaître de trace des appendices originels. Dans la plupart des cas, il se développe plus tard des palpes et des stylets de forme variable en connexion avec la trompe qui, comme on l'a vu dans les descriptions qui précèdent, sont considérés comme correspondant aux deux appendices embryonnaires originels.

Histoire des feuillets germinatifs.

C'est un fait remarquable que chacun des groupes d'Arachnides étudiés jusqu'ici a une forme de segmentation différente. Les types du *Chelifer* et des Araignées sont de simples modifications du type centrolécithe ; celui du Scorpion, bien que méroblastique en apparence, doit probablement être regardé comme dérivant également de ce type (Voy. p. 108 et 408). Le premier développement commence chez le Scorpion et les Araignées par la formation d'une plaque ventrale, et il n'est guère douteux que le *Chelifer* ne possède une formation homologue, quoique très probablement modifiée à cause du peu de développement du vitellus nutritif et de la précocité de l'éclosion.

L'histoire des feuillets et leur conversion en organes a été étudiée chez le Scorpion (Metschnikoff, n° 41) et chez les Araignées et l'on a trouvé une très grande ressemblance entre ces deux types.

Je prendrai le dernier groupe comme type, et appellerai simplement l'attention sur les quelques points dans lesquels les deux groupes diffèrent.

L'épiblaste. — L'épiblaste, outre qu'il donne naissance à la peau (hypoderme et cuticule) fournit aussi les éléments du système ner-

veux et des organes des sens, des sacs respiratoires, du stomodæum et du proctodæum.

A la période où le mésoblaste est établi d'une manière définitive, l'épiblaste est formé d'une seule couche de cellules columnaires dans la région de la plaque ventrale, et de cellules plates sur les autres parties du vitellus.

Le premier changement a lieu lorsqu'il existe environ six segments; l'épiblaste de la plaque ventrale devient un peu plus mince sur la ligne médiane que sur les deux côtés (fig. 221, B). Dans les stades suivants, le contraste entre les parties médiane et latérales devient plus marqué encore, de sorte que l'épiblaste est finalement constitué par deux bandes latérales épaissies qui se rejoignent en avant dans

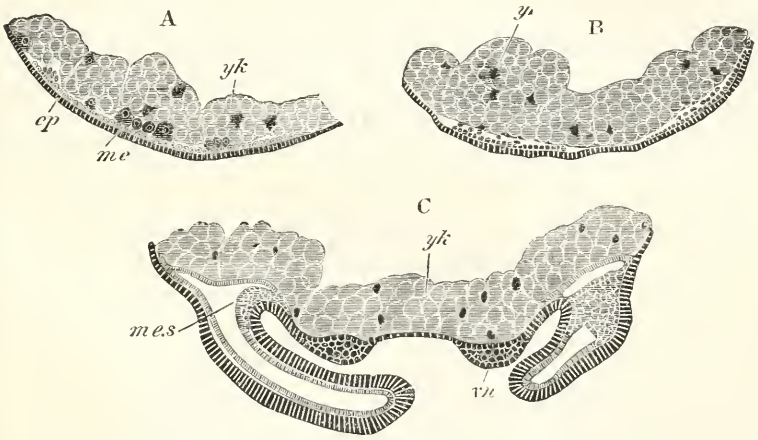


Fig. 221. — Coupes transversales de la plaque ventrale de l'*Agelena labyrinthica*, à trois stades différents (*).

les lobes procéphaliques et en arrière dans le lobe caudal et sont partout ailleurs reliées par une couche très mince (fig. 221, C). Peu après, les appendices commencent à se former, les premiers rudiments de la chaîne nerveuse ventrale apparaissent comme des épaississements épiblastiques du côté interne de chacune des bandes latérales. Les épaississements de l'épiblaste des deux côtés sont entièrement indépendants, comme on peut le voir dans la figure 221, C, *vn*, prise à un stade un peu postérieur à leur première apparition. Ils se développent d'avant en arrière, mais, ou dès l'origine ou au moins de très bonne heure, cessent de former des épaississements uniformes

(*) A, stade après la formation d'environ trois segments. La plaque mésoblastique n'est pas encore divisée en deux bandes.

B, stade à six segments (fig. 218, B). Le mésoblaste est divisé en deux bandes.

C, stade représenté dans la fig. 218, D. Les cordons nerveux ventraux commencent à se former comme des épaississements de l'épiblaste et les membres sont apparus. — *ep*, épiblaste. — *me*, mésoblaste. — *me.s*, somite mésoblastique. — *vn*, chaîne nerveuse ventrale. — *yk*, vitellus.

pour constituer une série linéaire de renflements, les futurs ganglions, rattachés par des épaississements très courts et moins saillants de l'épiblaste (fig. 218, C). Les rudiments de la chaîne nerveuse ventrale restent longtemps en continuité avec l'épiblaste, mais peu après la formation de la face dorsale de l'embryon ils s'en séparent et constituent deux cordons indépendants dont la structure histologique est la même que chez les autres Trachéates (fig. 224, *vn*).

Les chaînes ventrales sont d'abord composées d'autant de ganglions qu'il y a de segments. Les ganglions de la paire antérieure appartenant au segment des chélicères sont situés immédiatement en arrière du stomodæum et sont aussi indépendants l'un de l'autre que les autres ganglions. En avant ils touchent les ganglions sus-œsophagiens. Lorsque le sac vitellin est formé avec la flexion ventrale de l'embryon, les deux cordons nerveux sont largement séparés (fig. 224. *vn*), dans la région moyenne. A une période plus avancée, au stade représenté dans la figure 219, B, ils se rapprochent de nouveau sur la ligne médiane ventrale, et des commissures délicates se forment, réunissant les ganglions des deux côtés, mais il n'y a ni à cette période ni à aucune autre de trace d'une invagination médiane entre les deux cordons, telle que Hatschek et d'autres observateurs ont essayé de l'établir pour divers Arthropodes et Chétopodes. Au stade représenté dans la figure 219, A, les ganglions nerveux existent encore dans l'abdomen bien qu'on ne puisse en distinguer qu'environ quatre. A un stade postérieur, ces ganglions se fusionnent en deux cordons continus reliés cependant par des commissures qui correspondent aux ganglions originels.

Les ganglions des chélicères se sont complètement fusionnés au stade représenté dans la figure 215, B avec les ganglions sus-œsophagiens et forment une partie de la commissure œsophagienne. La commissure œsophagienne est cependant complétée du côté ventral par les ganglions des pédipalpes.

Les ganglions sus-œsophagiens se forment, indépendamment des cordons ventraux, comme deux épaississements des lobes procéphaliques (fig. 223). Les épaississements des deux lobes sont indépendants et chacun d'eux est de bonne heure limité par un sillon semi-circulaire (fig. 218, D) naissant de la lèvre supérieure. Chaque épaississement finit par se détacher de l'épiblaste superficiel, mais auparavant les deux gouttières deviennent plus profondes, et lorsque les ganglions se séparent de l'épiblaste, les cellules qui tapissent les gouttières s'invaginent, se détachent de la peau et font partie intégrante des ganglions sus-œsophagiens.

Au stade représenté dans la figure 219, B, les ganglions sus-œsophagiens sont complètement détachés de l'épiblaste et sont constitués par les parties

suivantes : 1° une portion dorsale formée de deux lobes hémisphériques constitués surtout par le revêtement invaginé des gouttières semi-circulaires ; la lumière originelle de la gouttière persiste encore sur le côté externe de ces lobes ; 2° deux masses centrales, une pour chaque ganglion, formées de tissu punctiforme et rattachées par une commissure transversale ; 3° un lobe ventral antérieur ; 4° les ganglions originels des chélicères qui forment les parties ventrales des ganglions (1).

Les derniers stades du développement du système nerveux n'ont pas été étudiés.

Le développement du système nerveux chez le Scorpion est presque identique à celui des Araignées, mais Metschnikoff croit, bien que sans produire des faits satisfaisants, que le tégument médian intermédiaire aux deux cordons nerveux prend part à la formation de la chaîne ventrale. Il existe dans les ganglions sus-œsophagiens des gouttières semblables à celles des Araignées.

Le mésoblaste. — L'histoire du mésoblaste jusqu'à la formation d'une plaque ventrale sous-jacente à la plaque épaissie de l'épiblaste a été déjà exposée. La plaque ventrale est représentée dans la figure 221, A. On voit qu'elle est formée principalement de petites cellules, mais

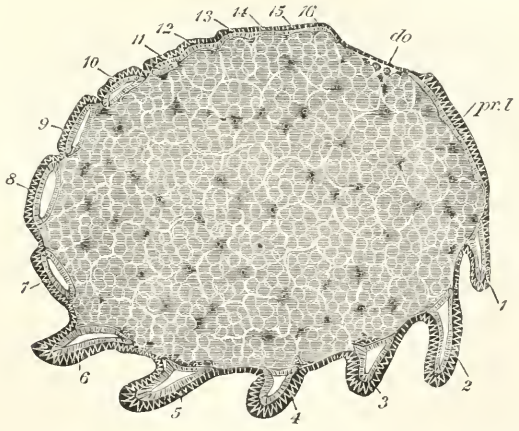


Fig. 222. — Coupe longitudinale d'un embryon d'*Agelena labyrinthica* (*).

quelques grandes cellules se montrent, pénétrant du vitellus dans la plaque. Pendant une période considérable de la suite du développement, le mésoblaste est limité à la plaque ventrale.

(1) Pour plus de détails, voy. mon *Mémoire*, n° 440.

(*) Cette coupe est faite sur un embryon du même âge que celui représenté dans la figure 218, C et est menée un peu en dehors de la ligne médiane de façon à montrer les relations des somites mésoblastiques avec les membres. Dans l'intérieur on voit les segments vitellins avec leurs noyaux. — 1-16, segments. — *pr.l*, lobe procéphalique. — *do*, tégument dorsal.

Le premier changement important a lieu lorsqu'il existe environ six somites, le mésoblaste se divise alors en deux bandes latérales vues en coupe dans la figure 221, B, qui se rejoignent cependant en avant dans les lobes procéphaliques et en arrière dans le lobe caudal. Très peu de temps après, ces bandes se fragmentent en parties correspondant en nombre aux segments, dont chacune se divise en deux lames qui limitent une cavité (fig. 222 et 225, A). La lame externe somatique est plus épaisse et accolée à l'épiblaste, la lame interne splanchnique, plus mince et dérivée principalement sinon entièrement (*Agelena*) de cellules qui prennent leur origine dans le vitellus. Ces formations constituent les somites mésoblastiques. Dans les segments qui portent les appendices, la lame somatique de chacun d'eux, avec un prolongement de la cavité, se continue dans l'appendice (fig. 221, C). Puisque la cavité des somites mésoblastiques est une partie de la cavité générale, tous les appendices contiennent des prolongements de la cavité générale. Il ne se forme pas seulement une paire de somites mésoblastiques pour chaque segment du corps, mais aussi pour les lobes procéphaliques (fig. 223). Les somites mésoblastiques de ces lobes se constituent un peu plus tard que ceux des véritables segments, mais en diffèrent seulement en ce que les somites des deux côtés sont réunis par un pont médian de mésoblaste non divisé. Le développement d'un somite pour les lobes procéphaliques est semblable à ce qui a été décrit par Kleinenberg pour le Lombric, mais ne doit pas nécessairement être considéré comme indiquant que les lobes procéphaliques forment un segment équivalent aux segments du tronc. Ils sont plutôt équivalents au lobe préoral des larves de Chétopodes. Lorsque la face dorsale de l'embryon est constituée, il se forme une couche épaisse de mésoblaste au-dessous de l'épiblaste. Cette couche ne dérive pas de l'extension du mésoblaste des somites, mais des cellules qui prennent leur origine dans le vitellus. Les premières traces de cette couche se montrent dans la figure 222, *do*, et elle est com-

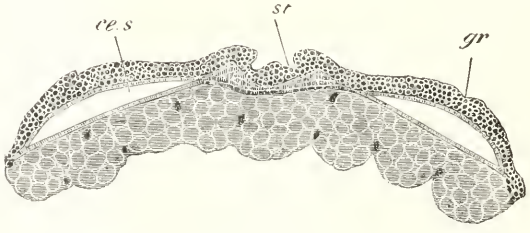


Fig. 223. — Coupe des lobes procéphaliques d'un embryon d'*Agelena labyrinthica* (*).

(*) La coupe est pratiquée sur un embryon du même âge que celui représenté dans la fig. 218, D — *st*, stomodæum. — *gr*, coupe de la gouttière semi circulaire du lobe procéphalique. — *ce.s*, portion cephalique de la cavité générale.

plètement constituée comme une couche de grosses cellules arrondies au stade représenté dans la figure 224. On voit que cette couche de cellules est entièrement indépendante des somites mésoblastiques (*me. s*).

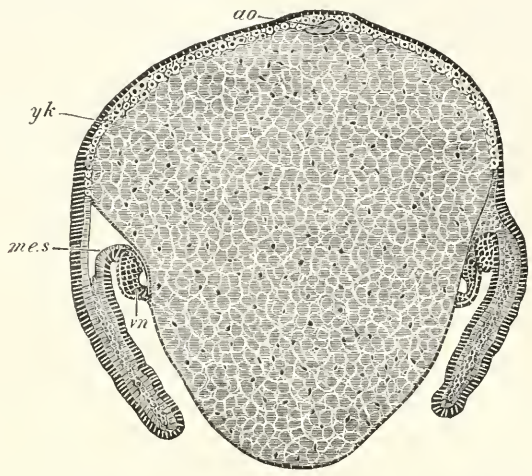


Fig. 224. — Coupe transversale de la région thoracique d'un embryon d'*Agelena labyrinthica* (*).

Le mésoblaste de la face dorsale se clive au stade représenté dans la figure 219, B, en lames somatique et splanchnique et, dans l'abdomen au moins, en somites continus avec ceux de la partie ventrale du mésoblaste. Au point de jonction des somites successifs la lame splanchnique du mésoblaste s'enfonce dans le vitellus et forme des cloisons transversales qui n'atteignent pas le centre du vitellus, mais laissent libre une partie centrale dans laquelle se formera plus tard le mésentéron. A l'intersection de ces cloisons se développent de larges espaces entre les lames du mésoblaste somatique et splanch nique qui forment des canaux dirigés transversalement et partant du cœur. Ils sont probablement veineux. A un stade plus avancé, les cloisons émettent des prolongements latéraux et divisent la partie périphérique de la cavité abdominale en compartiments remplis de vitellus. Il est probable que les diverticules hépatiques se forment dans ces compartiments.

La lame somatique du mésoblaste forme les muscles tant des membres que du tronc, le tissu conjonctif superficiel, la gaîne des nerfs, etc. Elle donne probablement aussi naissance aux trois muscles qui s'insèrent sur l'appareil suceur de l'œsophage.

Le cœur et l'aorte se forment comme un cordon cellulaire solide

(*) Cette coupe est pratiquée sur un embryon du même âge que celui représenté dans la figure 219, A et passe par le point le plus saillant du sac vitellin ventral.
vn, chaine nerveuse ventrale. — *yk*, vitellus. — *me.s*, somite mésoblastique. — *ao*. aorte.

du mésoblaste dorsal avant qu'il ne soit distinctement divisé en lames splanchnique et somatique. Enfin les cellules centrales du cœur se transforment en globules du sang, tandis que ses parois sont constituées par une couche musculaire externe et une couche épithéloïde interne. Il devient actif et acquiert ses valvules, ses branches artérielles, etc., au stade représenté dans la figure 219, B.

L'histoire du mésoblaste et plus spécialement des cavités mésoblastiques du Scorpion est très semblable à celle des Araignées ; leur cavité se continue de la même manière dans les membres. Le caractère général des somites de la queue est montré dans la figure 225. L'aorte caudale d'après Metschnikoff est formée par une partie du mésentéron, mais cela est trop improbable pour être accepté sans nouvelle confirmation.

L'hypoblaste et le tube digestif. — On a déjà vu que le vitellus doit être regardé comme correspondant à l'hypoblaste des autres types. Pendant une période considérable il est constitué par les cellules vitellines polygonales déjà décrites et représentées dans les figures 211, 222 et 223. Les cellules vitellines se divisent et deviennent un peu plus petites dans la suite du développement, mais la plus grande partie des produits de la division des noyaux vitellins et du protoplasma qui les entoure sont sans aucun doute des cellules qui s'unissent au mésoblaste (fig. 221, A). Le tube digestif permanent est formé de trois portions, stomodæum, proctodæum et mésentéron. Le stomodæum et le proctodæum sont tous les deux formés avant le mésentéron. Le stomodæum apparaît comme une fossette épiblastique entre les deux lobes procéphaliques (fig. 218 et 222, *st*). Il devient plus profond et dans les derniers stades figurés constitue un enfoncement profond revêtu d'une cuticule et terminé par une extrémité avengle. A sa portion postérieure qui forme l'appareil suceur de l'adulte s'attachent trois muscles puissants (un dorsal et deux latéraux).

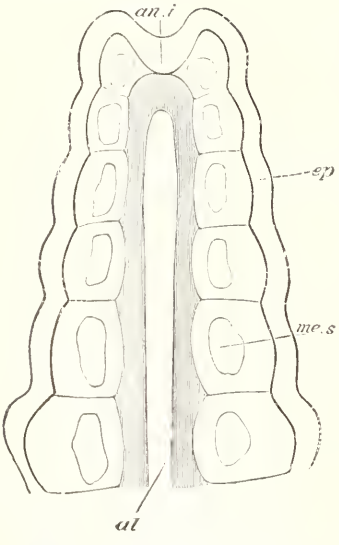


Fig. 225. — Queue d'un embryon avancé de Scorpion pour montrer la structure des somites mésoblastiques (d'après Metschnikoff) (*).

Le proctodæum se forme beaucoup plus tard que le stomodæum. C'est une involution comparativement peu profonde qui forme le rec-

(*) *al*, tube digestif. — *an.i*, invagination anale. — *ep*, épiblaste. — *me.s*, somite mésoblastique.

tum de l'adulte. Il est dilaté à son extrémité et donne de bonne heure naissance à deux tubes de Malpighi.

Le mésentéron se forme *dans l'intérieur du vitellus*. Ses parois dérivent des éléments cellulaires du vitellus, et la première partie qui se forme est l'extrémité postérieure qui apparaît comme un tube court terminé postérieurement en cœcum en contact avec le proctodæum, ouvert en avant dans le vitellus. L'histoire du mésentéron n'a pas été suivie plus loin, mais il comprend incontestablement toute la portion abdominale du tube digestif de l'adulte, à l'exception du rectum, et probablement aussi la portion thoracique. On n'a pas suivi non plus d'une manière satisfaisante l'histoire du vitellus qui entoure le mésentéron ; il donne sans doute naissance aux tubes hépatiques et probablement aussi aux diverticules thoraciques du tube digestif.

L'histoire générale du tube digestif du Scorpion ressemble beaucoup à celle des Araignées. L'hypoblaste dont l'origine, comme on l'a vu plus haut, est un peu incertaine, apparaît d'abord du côté ventral et s'étend ensuite de façon à envelopper le vitellus et former la paroi du mésentéron, d'où le foie dérive comme une paire de diverticules latéraux. Le proctodæum et le stomodæum sont l'un et l'autre courts, surtout le premier (fig. 225).

Sommaire et conclusions générales.

Les formes embryonnaires du Scorpion et des Araignées sont très semblables, mais, malgré la ressemblance générale du *Chelifer* avec le Scorpion, son embryon diffère beaucoup plus de celui du Scorpion que celui-ci des Araignées. Cette particularité doit probablement s'expliquer par la précocité de l'éclosion du *Chelifer*, et bien qu'une observation plus complète de cette forme intéressante soit beaucoup à désirer, il ne semble pas probable que sa larve soit un type primitif.

Les larves des Acariens avec leurs mues singulières doivent être regardées comme des formes larvaires très modifiées. Il n'est cependant pas aisé d'assigner une signification au stade hexapode par lequel ces larves passent en général.

Pour ce qui est des appendices, quelques points intéressants sont mis en lumière par l'étude embryologique de ces formes.

Le nombre le plus grand des segments se rencontre chez le Scorpion où il s'en développe dix-neuf (non compris le lobe préoral, mais y compris le lobe caudal). Parmi eux, les douze premiers ont des traces d'appendices, mais les appendices des six derniers (à moins que les peignes ne soient des appendices) s'atrophient. Chez les Araignées, il y a chez l'embryon l'indication de seize segments, et chez tous les Arachnides excepté les Acariens, quatre segments au moins qui sont dépourvus d'appendices chez l'adulte en portent chez l'embryon. La portée morphologique de ce fait est évidente.

Il est digne de remarque que tant chez le Scorpion que chez l'Araignée, les chélicères sont portées chez l'embryon par le premier segment post-oral, et pourvues d'un ganglion distinct, de sorte qu'elles ne peuvent correspondre (comme on l'admet généralement) aux antennes des Insectes qui sont toujours développées sur les lobes préoraux et ne reçoivent jamais leurs nerfs d'un ganglion indépendant.

Les chélicères correspondent probablement aux mandibules des Insectes et les antennes font défaut. En faveur de cette vue, on peut invoquer le fait que le ganglion embryonnaire des mandibules des Insectes est destiné à former (cf. Lépidoptères, Hatschek, p. 000), comme le ganglion des chélicères, une partie de la commissure œsophagienne.

Si ces considérations sont justifiées, les appendices des Arachnides conservent sous beaucoup de rapports un état beaucoup plus primitif que ceux des Insectes. D'abord, les chélicères et les pédipalpes sont beaucoup moins différenciés que les mandibules et la première paire de mâchoires auxquelles ils correspondent. En second lieu, la première paire de pattes ambulatoires doit être équivalente à la seconde paire de mâchoires des Insectes, qui pour les motifs exposés plus haut était probablement originellement ambulatoire. Ce semble donc être une déduction nécessaire des arguments exposés que les ancêtres des Arachnides et des Insectes actuels ont dû diverger d'une souche trachéate commune alors que la seconde paire de mâchoires avait encore la fonction ambulatoire.

Quant à l'ordre du développement des appendices et des segments, on peut remarquer des différences très considérables chez les divers types d'Arachnides. Ce fait seul me paraît suffisant pour prouver que l'ordre d'apparition des appendices est souvent un effet d'adaptation embryonnaire sans signification morphologique importante. Chez le Scorpion, les segments se développent successivement, excepté peut-être le premier segment post-oral, qui se développe après que quelques-uns des segments postérieurs sont formés. Chez les Araignées, le segment des chélicères et probablement aussi celui des pédipalpes apparaissent plus tard que les trois ou quatre suivants. Dans ces deux types, les segments apparaissent avant les appendices, mais le contraire paraît être le cas chez le *Chelifer*. Les appendices permanents à l'exception des chélicères apparaissent simultanément chez les Scorpions et les Araignées. La seconde paire apparaît longtemps avant les autres chez le *Chelifer*, puis la troisième, puis la première et enfin les trois postérieures.

Scorpionides.

(434) El. Metschnikoff. Embryologie des Scorpions (*Zeit. f. wiss. Zool.*, XXI. 1870)
(435) H. Rathke. *Reisebemerkungen aus Taurien* (*Scorpio*). Leipzig, 1837.

Pseudoscorpionides.

(436) El. Metschnikoff. Entwicklungsgeschichte d. *Chelifer* (*Zeit. f. wiss. Zool.*, XXI. 1870).

(437) A. Stecker. Entwicklung der Chthonius-Eier im Mutterleibe und die Bildung des Blastoderms (*Sitzung. königt. böhmisch. Gesellschaft Wissensch.*, 1876, 3 Heft, et *Ann. and Mag. Nat. History*, XVIII. 197, 1876).

Phalangides.

(438) M. Balbiani. Mémoire sur le développement des Phalangides (*Ann. Scien. Nat.*, 5e sér., XVI. 1872).

Aranéides.

(439) M. Balbiani. Mémoire sur le développement des Aranéides (*Ann. Scien. Nat.*, 5e sér., XVII. 1873).

(440) F. M. Balfour. Notes on the development of the Araneina (*Quart. Journ of Micr. Science*, XX. 1880).

(441) J. Barrois. Recherches sur le développement des Araignées (*Journal de l'Anat. et de la Phys.*, 1878).

(442) E. Claparède. *Recherches sur l'évolution des Araignées.* Utrecht, 1862.

(443) Herold. *De generatione Araneorum in Ovo.* Marburg, 1824.

(444) H. Ludwig. Ueber die Bildung des Blastoderms bei den Spinnen (*Zeit. f. wiss. Zool.*, XXVI. 1876).

Acariens.

(445) P. J. van Beneden. Développement de l'*Atax ypsilophora* (*Acad. Bruxelles*, XXIV).

(446) Ed. Claparède. Studien über Acarinen (*Zeit. f. wiss. Zool.*, XVIII. 1868).

Formation des feuillets et des enveloppes embryonnaires chez les Trachéates.

Il y a une constance frappante dans le mode de formation des feuillets dans le groupe tout entier. En premier lieu, l'hypoblaste ne se forme pas par un processus qui puisse se ramener à l'invagination, en d'autres termes, il n'y a pas de stade gastrula.

Des efforts ont été faits pour montrer que la gouttière mésoblastique des Insectes a la signification d'une gastrula modifiée, mais, comme c'est l'essence d'une gastrula de donner directement ou indirectement naissance à l'archentéron, la gouttière dont il s'agit ne peut rentrer dans cette catégorie. Quoique la gouttière mésoblastique des Insectes ne soit pas une gastrula, il est cependant très possible qu'elle soit le rudiment d'un blastopore correspondant à une gastrula qui a disparu du développement. Elle serait ainsi analogue à la ligne primitive des Vertébrés (1).

L'extension du blastoderme autour du vitellus chez le Scorpion peut sans doute être regardée comme une gastrula épibolique. Le blastopore serait cependant dorsal, position qu'il n'occupe dans aucun type de gastrula connu jusqu'ici. Ce fait réuni à la considération que la segmentation partielle du Scorpion peut être sans difficulté rattachée au type ordinaire des

(1) La ligne primitive des Vertébrés, comme on le verra dans la suite, n'a aucun rapport avec la gouttière médullaire et est le rudiment du blastopore.

Arachnides (p. 108) semble montrer qu'il n'y a pas une véritable invagination épibolique dans le développement du Scorpion.

Avec la formation du blastoderme, des traces de deux feuillets embryonnaires sont établies. Le blastoderme lui-même est essentiellement l'épiblaste, tandis que le vitellus central est l'hypoblaste. La formation de l'embryon commence par un épaississement du blastoderme appelé la plaque ventrale. Le mésoblaste apparaît comme une plaque impaire détachée de l'épiblaste de la plaque ventrale. Cette séparation s'effectue par deux procédés différents. Chez les Insectes il se forme une gouttière qui se ferme et se détache pour former la plaque mésoblastique; chez les Araignées, un épaississement en forme de carène du blastoderme tient lieu de gouttière.

La plaque mésoblastique impaire se divise bientôt dans toutes les formes en deux *bandes mésoblastiques*.

Les bandes mésoblastiques sont très semblables et probablement homologues à celles des Chétopodes, mais les différences de leurs modes de formation dans ces groupes sont très frappantes et indiquent probablement que des modifications profondes ont eu lieu dans les premiers phénomènes du développement des Trachéates. Chez les Chétopodes, les bandes sont dès l'abord largement séparées et se rapprochent peu à peu du côté ventral, bien que sans se rencontrer. Chez les Trachéates, elles sont dues à la division d'une plaque ventrale impaire.

La suite de l'histoire des bandes mésoblastiques est presque la même pour tous les Trachéates observés jusqu'ici et ressemble aussi beaucoup à celle des Chétopodes. Il se produit une division en somites dont chacun contient une portion de la cavité générale. Dans la région céphalique des bandes mésoblastiques, il se forme aussi une portion de la cavité générale. Chez les Arachnides, les Myriapodes et probablement aussi les Insectes, la cavité générale se prolonge primitivement dans les membres.

Chez les Araignées au moins, et très probablement dans les autres groupes des Trachéates, une partie considérable du mésoblaste ne dérive pas de la plaque mésoblastique, mais est surajoutée secondairement par les cellules vitellines.

Chez tous les Trachéates, les cellules vitellines donnent naissance au mésentéron qui, contrairement, comme on le verra plus loin, au mésentéron des Crustacés, forme la portion principale du tube digestif permanent.

Un point encore obscur dans l'embryologie des Trachéates est l'origine des membranes embryonnaires. Ces membranes sont bien développées chez les Insectes à l'exception des Thysanoures. Dans les autres groupes on ne trouve jamais de membranes définies telles que

celles des Insectes, mais chez le Scorpion une enveloppe cellulaire paraît se former autour de l'embryon aux dépens du blastoderme, et des formations plus ou moins semblables ont été décrites chez quelques Myriapodes (Voy. p. 364). Ces formations demandent sans doute de nouvelles recherches, mais peuvent provisoirement être regardées comme homologues à l'amnios et à la membrane séreuse des Insectes. Dans l'état actuel de nos connaissances, il ne paraît pas facile de donner une explication de l'origine de ces membranes, mais elles peuvent d'une manière quelconque être dérivées d'une mue précoce.

CHAPITRE XVIII

CRUSTACÉS (1)

Histoire des formes larvaires (2).

Les formes larvaires des Crustacés paraissent avoir conservé leurs caractères primitifs d'une manière plus fidèle que celles de presque tout autre groupe.

BRANCHIOPODES.

Les Branchiopodes, en comprenant sous ce nom les Phyllopodes et les Cladocères, renferment les Crustacés qui ont le plus grand nombre de segments, et les appendices les moins différenciés. Cette considération et d'autres encore rendent probable qu'on doit les regarder comme le groupe des Crustacés le plus central, et comme sous beaucoup de rapports, le moins éloigné du type ancestral dont tous les groupes sont dérivés.

Les stades larvaires libres lorsqu'ils existent, commencent par une forme larvaire appelée *Nauplius*.

(1)

- I. Branchiopodes.
  - *a*. Phyllopodes.
  - *b*. Cladocères.
- II. Malacostracés.
  - *a*. Nébaliadés.
  - *b*. Schizopodes.
  - *c*. Décapodes.
  - *d*. Stomatopodes.
  - *e*. Cumacés.
  - *f*. Edriophthalmes.
- III. Copépodes.
  - *a*. Eucopépodes.
    - *Nageurs*.
    - *Parasites*.
  - *b*. Branchiures.
- IV. Cirripèdes.
  - *a*. Thoraciques.
  - *b*. Abdominaux.
  - *c*. Apodes.
  - *d*. Rhizocéphales.
- V. Ostracodes.

(2) L'importance de l'histoire larvaire des Crustacés réunie à l'ignorance relative où nous sommes sur la formation des feuillets m'a forcé à m'écarter un peu du plan général de cet ouvrage et à renvoyer l'exposé de la formation des feuillets après celui des formes larvaires.

Le nom de Nauplius a été appliqué à certaines formes larvaires de Copépodes (fig. 247) par O. F. Müller qui les croyait des animaux adultes.

Ce nom est aujourd'hui étendu à un très grand nombre de larves qui ont en commun certains caractères définis. Elles sont pourvues (fig. 226, A) de trois paires d'appendices, les deux paires d'antennes et les mandibules futures. La première paire d'antennes (*an* [1]), est uniramée, et a surtout une fonction sensorielle ; la seconde paire d'antennes (*an* [2]) et les mandibules (*md*) sont des appendices natatoires biramés ; les mandibules ne possèdent pas la future lame tranchante. Les mandibules du Nauplius représentent en réalité le palpe. Les deux appendices postérieurs portent l'un et l'autre sur leur article basilaire des tubercules en forme de crochets qui servent à la mastication. Le corps dans la plupart des cas, n'est pas segmenté et présente en avant un seul œil médian. Il y a une grande lèvre supérieure et un tube digestif formé d'un œsophage, d'un estomac et d'un rectum. L'anus s'ouvre près de l'extrémité postérieure du corps. A la face dorsale, de petits replis de la peau représentent souvent le commencement d'un bouclier dorsal. Une particularité très frappante du Nauplius, d'après Claus et Dohrn, est le fait que la seconde paire d'antennes est innervée par *un ganglion sous-œsophagien*. On rencontre avec plus ou moins de fréquence dans tous les groupes de Crustacés une forme larvaire présentant ces caractères. Dans la plupart des cas, elle n'est pas *exactement* conforme au type qui vient d'être décrit, et les divergences sont plus considérables chez les Phyllopodes que dans la plupart des autres groupes. Les caractères du Nauplius dans chaque cas sont décrits dans la suite.

Phyllopodes. — Pour les Phyllopodes, on peut prendre comme type

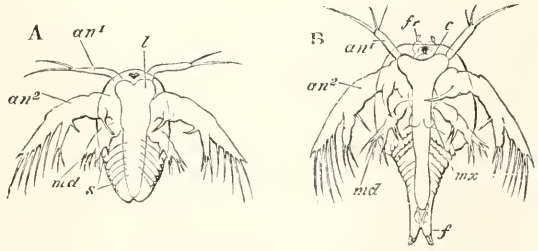


Fig. 226. — Deux stades du développement de l'*Apus cancriformis* (d'après Claus) (*).

le développement de l'*Apus cancriformis* (Claus, n° 454). L'embryon au moment où il sort de l'œuf (fig. 226, A) est de forme un peu ovale et rétrécie en arrière. Il présente à son extrémité postérieure une

(*) A, stade Nauplius au moment de l'éclosion. — B, stade qui suit la première mue. — *an*[1] et *an*[2], première et deuxième paires d'antennes. — *md*, mandibules. — *mx*, mâchoires. — *l*, labre. — *fr*, organe sensoriel frontal. — *f*, queue bifurquée. — *s*, segment.

légère encoche en forme de V, au sommet de laquelle est situé l'anus. Le corps, contrairement à celui du Nauplius typique, est déjà divisé en deux régions céphalique et post-céphalique. Du côté ventral de la région céphalique, existent les trois paires d'appendices normales. En avant, sont les petites antennes antérieures (*an* [1]), sous la forme de simples tiges inarticulées portant à l'extrémité deux soies mobiles. Elles sont insérées sur les côtés de la grande lèvre supérieure ou labre (*l*). En arrière sont les antennes postérieures énormément développées qui constituent le principal organe de locomotion de la larve. Elles sont biramées, étant formées d'une portion basilaire qui porte à son extrémité et du côté interne une forte épine en forme de crochet, d'une branche interne inarticulée, avec trois soies, et d'une grosse branche externe, imparfaitement divisée en cinq articles avec cinq longues soies latérales. L'organe en forme de crochet attaché à cette paire d'appendices semblerait indiquer qu'il servait de mâchoires chez quelque forme ancestrale (Claus). Ce caractère paraît être universel chez les embryons des véritables Phyllopodes et est constant chez les Copépodes, etc.

La troisième paire d'appendices ou mandibules (*md*) est attachée au-dessous, et très près de la lèvre supérieure. Elles sont encore dépourvues de lames tranchantes et se terminent par deux courtes branches portant l'interne, deux et l'externe, trois soies.

A l'extrémité antérieure de la tête, est l'œil impair typique. Sur la face dorsale existe déjà un rudiment du bouclier céphalique, continu en avant avec le labre (*l*) ou lèvre supérieure, dont la dimension extraordinaire est caractéristique des larves des Phyllopodes. La région post-céphalique qui devient plus tard le thorax et l'abdomen, renferme au-dessous de la peau, des rudiments des cinq segments antérieurs du thorax et de leurs appendices et s'écarte sous ce rapport, d'une manière importante de la forme typique du Nauplius. Après la première mue, la larve (fig. 226, B), perd sa forme ovale, surtout par l'allongement de la partie postérieure du corps et l'extension latérale du bouclier céphalique, qui, en outre, recouvre maintenant complètement la tête, et a commencé à s'étendre en arrière, de façon à recouvrir la région thoracique. A la seconde mue, il apparaît sur son côté une glande du test rudimentaire. Dans la région céphalique, deux petites papilles (*fr*) existent alors en avant de la tête, près de l'œil impair. Ce sont des organes sensoriels, et on peut les appeler les papilles sensorielles frontales ; Claus a montré qu'elles ont quelque importance phylogénétique. Les trois paires d'appendices du Nauplius ne sont pas beaucoup modifiées, mais une lame tranchante rudimentaire s'est formée sur l'article basilaire de la mandibule. Il existe alors une glande ouverte à la base de l'antenne, qui est probablement équivalente à la glande verte qui se rencontre souvent chez les

Malacostracés. En arrière des mandibules ont apparu une paire de protubérances simples qui forment les rudiments de la première paire de mâchoires (*mx*).

Dans la région thoracique, de nouveaux segments se sont surajoutés en arrière, et les appendices des trois segments antérieurs sont très distinctement formés. La queue est nettement bifurquée; le cœur se forme à la seconde mue et s'étend alors jusqu'au sixième segment thoracique : les chambres postérieures se surajoutent successivement d'avant en arrière.

Dans les mues successives que la larve subit, de nouveaux segments continuent à se former à l'extrémité postérieure du corps et des membres apparaissent sur les segments déjà formés. Ces membres représentent probablement la forme primitive d'un type d'appendices des Crustacés qui est important pour l'interprétation des diverses parties des appendices des Malacostracés. Ils consistent (fig. 227), en une portion basilaire (protopodite d'Huxley) et deux branches. La portion basilaire porte deux saillies du côté interne. Du côté externe est attaché un sac branchial à direction dorsale (*br*) (épipodite d'Huxley). La branche externe (*ex*), (exopodite d'Huxley), est formée d'une seule plaque avec soies marginales. La branche interne (endopodite d'Huxley), est quadri-articulée, et le bord interne des trois articles proximaux porte une saillie semblable à celle de l'article basilaire.

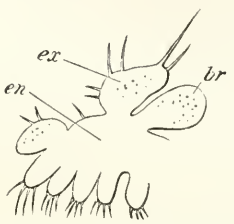


Fig. 227. — Appendice typique de Phyllopode (emprunté à Claus) (*).

A la troisième mue, plusieurs caractères nouveaux apparaissent dans la région céphalique qui devient plus proéminente aux stades suivants. En premier lieu, les yeux pairs se forment de chaque côté et en arrière de l'œil impair, puis la seconde paire de mâchoires se montre tout en restant encore très rudimentaire. La glande du test est bien développée et s'ouvre à la base de la première paire de mâchoires. Le bouclier dorsal s'étend graduellement en arrière, jusqu'à ce qu'il recouvre tous les segments qu'il doit protéger.

Après la cinquième mue, les appendices du Nauplius s'atrophient rapidement. La seconde paire d'antennes est particulièrement réduite et le palpe mandibulaire (la partie primitive nauplienne de la mandibule) se contracte en un simple rudiment qui finit par disparaître complètement tandis que la lame grandit d'une manière correspondante et devient dentée. L'état adulte n'est atteint que graduellement, et après un très grand nombre de changements de peau successifs.

(*) *ex*, exopodite. — *en*, endopodite. — *br*, appendice branchial (épipodite). La portion basilaire qui porte les deux saillies proximales n'est pas nettement séparée de l'endopodite.

Le principal point intéressant dans le développement qui vient d'être exposé, est le fait que la forme Nauplius primitive se transforme graduellement en la forme adulte sans métamorphose spéciale (1).

Le *Branchipus*, comme l'*Apus*, éclôt sous la forme d'un Nauplius un peu modifié qui diffère cependant de celui de l'*Apus* en ce que la région postérieure du corps ne présente pas d'indication de segments. Il subit une métamorphose très semblable, mais à aucune période de sa métamorphose ne possède de bouclier dorsal; la deuxième paire d'antennes n'avorte pas, et chez le mâle est pourvue d'organes de préhension qui sont peut-être des restes des crochets embryonnaires si caractéristiques de cette paire d'antennes.

La larve de l'*Estheria* lorsqu'elle éclôt a la forme d'un Nauplius, avec une grande lèvre supérieure, une queue bifurquée et un œil unique. Il y a deux paires d'appendices natatoires fonctionnels, la deuxième paire d'antennes et les mandibules. La première paire d'antennes n'a pas été observée et il ne se développe pas de manteau dorsal destiné à former le test. A la première mue les antennes antérieures apparaissent comme une paire d'organes en forme de moignons et il se forme également un petit bouclier dorsal. Des rudiments de six ou sept paires d'appendices se développent de la manière ordinaire et continuent à augmenter de nombre dans les mues successives; le test se développe rapidement. Le point le plus intéressant dans le développement de cette forme est la très grande ressemblance d'une jeune larve avec un Cladocère adulte typique (Claus). Cette ressemblance apparaît dans la forme du test qui n'a pas atteint toute son extension antérieure, les antennes de la première paire rudimentaires, les grandes antennes locomotrices de la seconde paire qui diffèrent cependant des organes correspondants des Cladocères par la présence des crochets larvaires typiques. L'abdomen même ressemble à celui des Daphnies. Ces caractères indiquent peut-être que les Cladocères sont dérivés de quelque forme de Phyllopode comme l'*Estheria* par un processus de métamorphose régressive. Les antennes postérieures chez l'*Estheria* adulte sont de grands appendices biramés, et servent à la natation; quoique ayant perdu le crochet embryonnaire, elles conservent encore à un plus haut degré que dans les autres familles de Phyllopodes leurs caractères Naupliens.

La forme Nauplius des Phyllopodes est caractérisée par plusieurs particularités définies. Son corps est distinctement divisé en une région céphalique et une région post-céphalique. La lèvre supérieure est extraordinairement grande, relativement beaucoup plus que dans les stades plus avancés. La première paire d'antennes est d'ordinaire rudimentaire, et quelquefois même absente, tandis que la seconde paire est exceptionnellement grande, et semblerait capable de jouer le rôle non seulement d'un organe de natation, mais encore d'un organe de mastication. Le bouclier dorsal est presque ou entièrement absent.

(1) Rien ne paraît connu sur la manière dont il se fait que plus d'un appendice est porté par chacun des segments du onzième au vingtième. Des recherches sur ce point seraient intéressantes sous le rapport de la signification de la division en segments.

Cladocères. — La dérivation probable des Cladocères d'une forme semblable à l'*Estheria* a déjà été mentionnée, et on pouvait prévoir que le développement serait semblable à celui des Phyllopodes. Le développement de la majorité des Cladocères s'effectue cependant dans l'œuf et les jeunes, lorsqu'ils éclosent, sont très semblables aux parents, mais dans l'œuf ils passent par un stade Nauplius (Dohrn). Une exception à la règle générale est cependant fournie par les œufs d'hiver du *Leptodora*, une des familles les plus primitives des Cladocères. Les œufs d'été se développent sans métamorphose, mais Sars (n° 461) a découvert que la larve sort de l'œuf d'hiver sous la forme d'un Nauplius (fig. 228). Ce Nauplius ressemble beaucoup à celui des Phyllopodes. Le corps est allongé et outre les appendices normaux du Nauplius montre six paires de bourrelets, indications des futures pattes. Les antennes antérieures sont comme d'ordinaire petites, les secondes grandes et biramées, mais les épines masticatoires, caractéristiques des Phyllopodes, font défaut. Les mandibules sont dépourvues de lame tranchante. Il existe une grande lèvre supérieure et un œil impair.

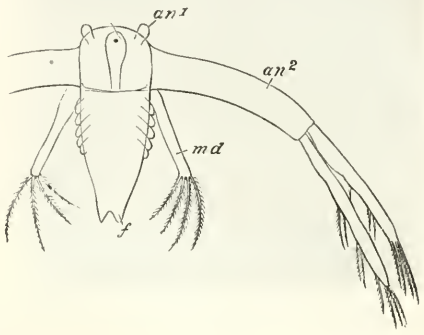


Fig. 228. — Larve Nauplius du *Leptodora hyalina*, née de l'œuf d'hiver (emprunté à Bronn, d'après Sars) (*).

L'état adulte est atteint de la même manière que chez les Phyllopodes après la troisième mue.

MALACOSTRACÉS.

La taille et l'importance des diverses formes comprises dans le groupe des Malacostracés, ont fait que l'attention s'est portée sur leur embryologie, plus que sur celle d'aucune autre division des Crustacés, et l'interprétation exacte de leurs formes larvaires soulève plusieurs des problèmes les plus intéressants de l'embryologie tout entière.

La majorité des Malacostracés passent par une métamorphose plus ou moins compliquée; chez les Nébaliadés, les Cumacés, quelques-uns des Schizopodes, quelques Décapodes (*Astacus*, *Gecarcinus*, etc.), et les Edriophthalmes, cependant la larve en sortant de l'œuf a à peu près la forme de l'adulte. Contrairement aux groupes inférieurs des Crustacés, la larve Nauplius est rare, mais s'observe chez un Schizopode (*Euphausia*, fig. 231), quelques-unes des formes inférieures de

(*) *an*1, antenne de la première paire. — *an*2, antenne de la seconde paire. — *md*, mandibule. — *f*, article caudale bifurqué.

Décapodes (*Penæus*, fig. 233), et peut-être aussi, bien que le fait ne soit pas démontré, chez quelques Stomatopodes.

Dans la majorité des Décapodes, la larve sort de l'œuf sous une forme appelée *Zoé*, (fig. 229). Cette forme larvaire est caractérisée par la présence d'un grand bouclier céphalothoracique armé d'ordinaire d'épines latérales, antérieures et dorsales. Les segments caudaux sont bien développés, *quoique dépourvus d'appendices*, et la queue qui sert à la natation *est d'ordinaire bifurquée*. Les six segments thoraciques postérieurs sont au contraire *rudimentaires ou n'existent pas*. Il y a sept paires antérieures d'appendices représentés séparément dans la figure 226, les deux paires d'antennes (*At.* I et *At.* II), qui ne servent ni l'une ni

Fig. 229. — Zoé de *Thia polita* (d'après Claus) (*).

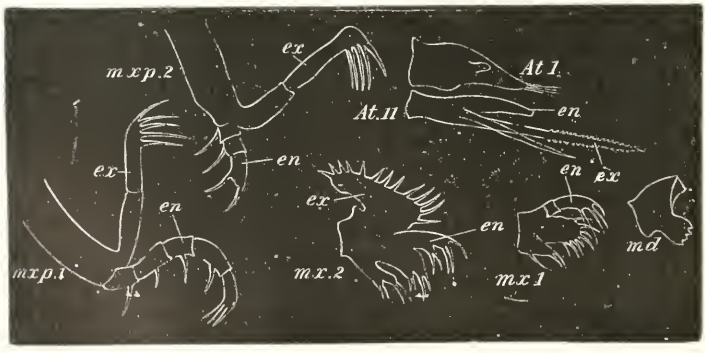


Fig. 230. — Appendices d'une Zoé de Crabe (**)

l'autre à la natation ; les mandibules sans palpe (*md*) ; deux paires de mâchoires bien développées (*mx* 1 et *mx* 2) et deux ou quelquefois (Macroures) trois paires de pattes-mâchoires natatoires biramées, (*mxp* 1, et *mxp* 2). Deux yeux composés, latéraux, pédonculés, coexistent avec un œil nauplien médian. Le cœur a, dans la plupart des cas, seulement une ou deux (Brachyures) paires d'orifices.

(*) mxp^2, patte-mâchoire de la deuxième paire.

(**) *At. I*, antenne de la première paire. — *At. II*, antenne de la seconde paire. — *md*, mandibule (sans palpe). — *mx.*1—*mx.*2, mâchoires de la première et de la deuxième paire. — *mxp.*1—*mxp.*2, pattes-mâchoires de la première et de la seconde paire. — *ex*, exopodite. — *en*, endopodite.

La larve Zoé bien que typiquement développée chez les Décapodes n'existe pas toujours (*Astacus* et *Homarus*), et quelquefois se présente sous une forme très modifiée. Elle apparaît sous un aspect très altéré dans l'ontogénie de quelques-uns des autres groupes.

Les deux formes de Malacostracés, parmi celles étudiées jusqu'ici chez lesquelles le tableau phylogénétique est le mieux conservé dans l'ontogénie sont l'*Euphausia* parmi les Schizopodes et le *Penæus* parmi les Décapodes.

Schizopodes. — L'*Euphausia* sort de l'œuf (Metschnikoff, nos 468-9) sous la forme d'un véritable Nauplius, avec seulement trois paires d'appendices, les deux postérieures biramées et le corps non segmenté. La seconde paire d'antennes n'a cependant pas les dimensions colossales si communes dans les types inférieurs. La bouche existe, mais l'anus n'est pas développé.

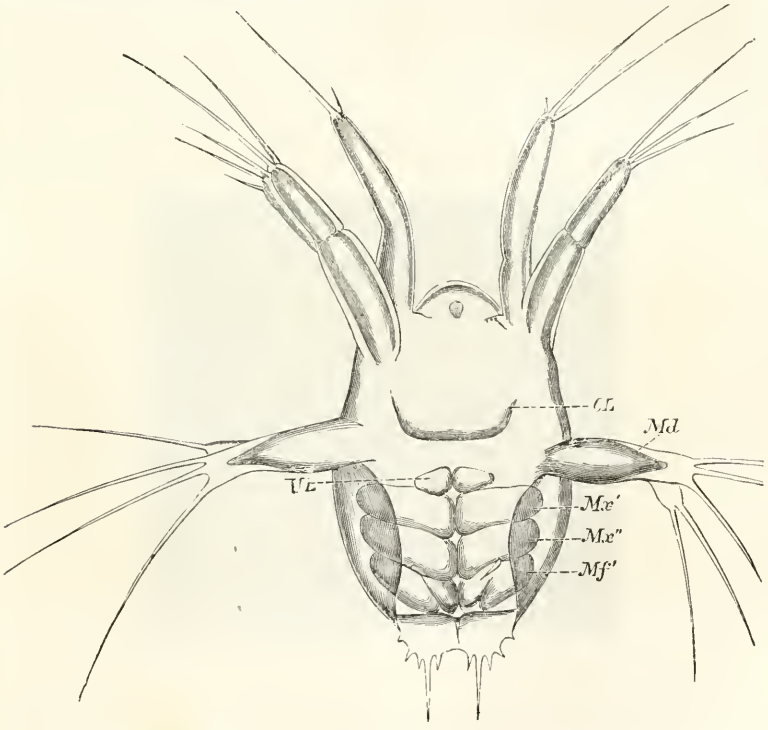


Fig. 231. — Nauplius d'*Euphausia* (emprunté à Claus, d'après Metschnikoff) (*).

Après la première mue, trois paires de protubérances, les rudiments des deux mâchoires et des premières pattes-mâchoires se montrent en arrière

(*) Le Nauplius est représenté un peu avant une mue et, outre les appendices naupliens proprement dits, on voit des rudiments des trois paires suivantes. — *OL*, lèvre supérieure. — *UL*, lèvre inférieure. — *Md*, mandibule. — *Mx'* et *Mx"*, des deux paires de mâchoires. — *Mf'*, première patte-mâchoire.

des appendices naupliens (fig. 231). En même temps il apparaît un anus entre les deux branches de l'article caudal bifurqué rudimentaire, et en avant un œil impair et une lèvre supérieure. Après une nouvelle mue (fig. 231), une lèvre inférieure (U. L.) apparaît comme une paire de saillies très semblables à de véritables appendices, il se développe également un bouclier céphalo-thoracique délicat. Plus tard encore apparaît la lame tranchante de la mandibule et le palpe (appendice nauplien) se réduit considérablement. Le bouclier céphalo-thoracique s'étend sur la partie antérieure de l'embryon et présente sur son bord, une denticulation caractéristique. Il y a aussi deux papilles frontales très semblables à celles déjà décrites chez les larves de Phyllopodes. Des rudiments d'yeux composés font leur apparition et bien qu'il ne se surajoute pas de nouveaux appendices, ceux qui existent déjà continuent à subir de nouvelles différenciations. Ils restent cependant très simples, les pattes-mâchoires sont très courtes et ressemblent un peu à des appendices de Phyllopodes.

Jusqu'à ce stade, la queue est restée rudimentaire et courte, mais après une nouvelle mue (Claus), elle s'allonge considérablement. En même temps le bouclier céphalo-thoracique acquiert une courte épine dirigée en arrière. La larve présente alors une forme à laquelle Claus a donné le nom de *Protozoæa* (fig. 232 A).

Très peu de temps après, la région qui suit immédiatement les segments déjà formés devient indistinctement segmentée, mais la queue ne pré-

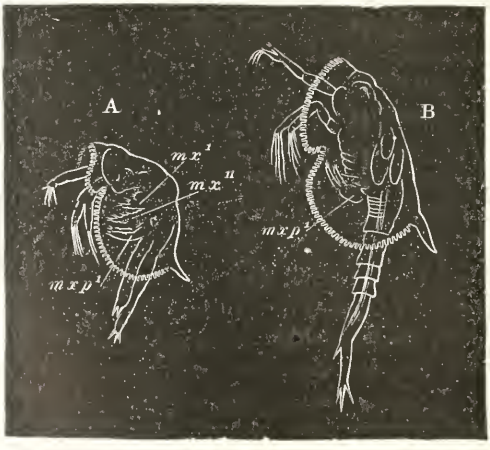


Fig. 232. — Larves d'*Euphausia* vues de profil (d'après Claus) (*)

sente pas encore de trace de segmentation. La région du thorax proprement dit est bientôt divisée en sept segments très courts tandis qu'en même temps la région caudale alors allongée est divisée dans le nombre normal de segments (fig. 232 B). A ce stade, la larve est devenue une véritable Zoé, quoique différant de la Zoé normale par la segmentation de la région thoracique et par l'absence d'une seconde paire de pattes-mâchoires.

(*) A, larve Protozoæa. — B, larve Zoé.
mx' et *mx''*, mâchoires de la première et de la deuxième paire. — *mxp*1, première paire de pattes-mâchoires.

Les caractères de l'adulte sont acquis très graduellement en une série de mues successives, la fin du développement de l'*Euphausia* ressemblant sous ce rapport à celui des Phyllopodes. Au contraire l'*Euphausia* diffère de ce groupe en ce que les appendices abdominaux (caudaux) et thoraciques se développent en deux *séries indépendantes* d'avant en arrière, la série abdominale atteignant, la première, son état définitif.

Ces relations sont montrées dans le tableau suivant tiré des observations de Claus.

LONGUEUR DE LA LARVE.	APPENDICES DE LA RÉGION THORACIQUE. (2e et 3e pattes-mâchoires, 5 appendices ambulatoires.)	APPENDICES DE L'ABDOMEN.
3—3 1/2 mm.	2e patte-mâchoire rudimentaire.	1er appendice abdominal.
3 1/2—4 mm.	2e patte-mâchoire biramée 3e — rudimentaire. 1er et 2e appendices ambulatoires rudimentaires.	2e et 3e appendices abdominaux. 4e et 5e — rudimentaires.
4 1/2—5 mm.	3e patte-mâchoire biramée.	4e, 5e et 6e, complètement développés.
5—5 1/2 mm.	3e et 4e pattes ambulatoires.	
6 mm.	5e patte ambulatoire.	

Tous les appendices qui suivent la seconde paire de mâchoires sont biramés et les huit premiers portent des branchies ramifiées comme épipodites. Il est à remarquer que l'épipodite se développe sur tous les appendices avant la branche externe (exopodite).

Quoique chez le *Mysis*, il n'y ait pas de stade larvaire libre et que le développement ait lieu dans une poche incubatrice maternelle, on peut cependant trouver un stade qui correspond évidemment au stade nauplien de l'*Euphausia* (Ed. van Beneden, n° 465). A ce stade, dans lequel les trois appendices naupliens sont seuls développés, l'embryon de *Mysis* éclot. Une mue a lieu, mais le tégument nauplien n'est pas complètement rejeté et reste comme une enveloppe entourant la larve pendant la suite de son développement.

Décapodes. — Chez les Décapodes, la larve sort d'ordinaire de l'œuf, sous la forme Zoé, mais une exception remarquable à cette règle générale, est fournie par le cas d'une ou plusieurs espèces de *Penæus*. Fritz Müller a été le premier à montrer que la larve de ces formes sort de l'œuf à l'état de *Nauplius typique*, et il est probable que dans les stades larvaires successifs de ces formes, l'histoire an-

cestrale des Décapodes est conservée d'une manière très complète (1).

La plus jeune larve de *Penæus* connue, (fig. 233), a un corps non segmenté, un peu ovale, d'où naissent les trois paires d'appendices typiques du Nauplius. La première est uniramée, la seconde et la troisième sont biramées, et toutes deux adaptées à la locomotion; la troisième (mandibule) ne porte aucune trace de la future lame.

Fig. 233. — Stade Nauplius du *Penæus* (d'après Fritz Müller)

Le corps n'a pas de carapace, et porte en avant un œil médian simple. En arrière, il porte deux épines.

Après la première mue, la larve a un rudiment de queue bifurquée et un repli de la peau indique le commencement du bouclier céphalothoracique. Une grande lèvre supérieure provisoire en forme de casque comme celle des Phyllopodes, a également fait son apparition. En arrière des appendices déjà formés, sont des rudiments en forme de moignons des quatre paires suivantes (deux paires de mandibules, et deux paires de pattes-mâchoires), et chez une larve un peu plus âgée, la formation de la lame mandibulaire a commencé avec l'atrophie du palpe ou appendice nauplien.

Entre ce stade et le premier observé ensuite, il y a peut-être une légère lacune. Le stade suivant (fig. 234), du moins, représente le commencement de la série des formes Zoé. Le bouclier céphalothoracique s'est considérablement étendu et finit par acquérir l'épine

(1) Les doutes qui ont été émis sur les observations de Müller paraissent entièrement dénués de fondement.

dorsale ordinaire. La région postérieure du corps se prolonge en une queue aussi longue que tout le reste du corps. Les quatre appendices qui étaient tout à fait sans fonction au dernier stade, sont alors en pleine activité. La région située immédiatement en arrière d'eux, se divise en six segments (les segments thoraciques) sans appendices, tandis qu'un peu plus tard, les cinq segments abdominaux antérieurs viennent à être indiqués ; mais, comme les segments thoraciques sont apodes, le mode d'apparition de ces segments montre que les segments thoraciques et abdominaux se développent en succession régulière d'avant en arrière (Claus). Il ne reste, comme cela est d'ordinaire chez les larves Zoés, aucune trace du palpe des mandibules, bien que chez la plus jeune Zoé recueillie par Fritz Müller, il en existât un très petit rudiment. La première paire d'antennes est extraordinairement longue, et la seconde paire continue à fonctionner comme un organe natatoire biramé; la branche externe est multiarticulée. Les autres appendices sont entièrement articulés et les deux pattes-mâchoires biramées. A la face dorsale du corps, l'œil impair existe encore, mais des traces des yeux pédonculés ont fait leur apparition de chaque côté de lui. Il existe aussi des organes sensoriels, frontaux, analogues à ceux des Phyllopodes.

Fig. 234. — Stade Protozoœa du *Penæus* (d'après Müller).

De la forme Protozoœa, la larve passe à celle d'une Zoé véritable avec les appendices et les épines ordinaires, caractérisée cependant par certaines particularités remarquables. Les plus importantes sont : 1° La grande dimension des deux paires d'antennes, et le fait que la seconde a gardé sa fonction nauplienne, et 2° le fait que les appendices des six segments thoraciques apparaissent comme de petites pattes de Schizopodes biramées, tandis que les segments abdominaux à l'exception du sixième, ne possèdent pas encore leurs pattes natatoires. L'apparition précoce des appendices du sixième segment ab-

dominal est probablement en rapport avec leur fonction natatoire et la part qu'ils prennent dans la constitution de la queue. Un point de moindre importance qui peut être mentionné, est le fait que les deux paires de mâchoires sont pourvues de petites plaques respiratoires (exopodites) qui règlent le passage de l'eau sous le bouclier dorsal. De la forme Zoé, la larve passe au stade Mysis ou Schizopode

Fig. 235. — Larve de *Penæus* au stade Mysis (d'apres Claus).

(fig. 235), caractérisé par la ressemblance en forme et en fonction des pattes thoraciques et des pattes-mâchoires avec les pattes biramées du *Mysis*, la branche externe étant d'abord, dans un grand nombre de cas, beaucoup plus grande que la branche interne. Les poches branchiales apparaissent à la base de ces pieds, presque en même temps que les endopodites deviennent fonctionnels. En même temps les antennes sont profondément modifiées; les antennes antérieures perdent leurs longues soies et du bord interne du quatrième article naît un nouveau prolongement qui s'allonge et devient le fouet interne. La branche externe des antennes postérieures est réduite à une écaille, tandis que le fouet dérive d'un rudiment en forme de moignon de la branche interne (Claus). La mandibule donne naissance à un palpe, et l'œil médian disparaît.

Les pattes abdominales n'apparaissent pas avant le commencement du stade Mysis et deviennent à peine fonctionnelles avant sa fin.

Du stade Mysis, la larve passe très simplement à la forme adulte. La branche externe des pattes thoraciques disparaît plus ou moins complètement. Les pattes-mâchoires, ou au moins les deux paires antérieures perdent leur fonction ambulatoire, des lames tranchantes se développent sur le côté interne de leur article basilaire, et les deux branches persistent comme de petits appendices de leur côté externe. Des poches branchiales se forment aussi sur leur côté externe.

La plaque respiratoire de la seconde mâchoire atteint son développement complet, et celle de la première mâchoire disparaît (1). L'existence du Nauplius n'est connue jusqu'ici chez aucun Décapode autre que le *Penæus*.

L'histoire larvaire la plus primitive qui soit connue après celle du *Penæus* est celle des Sergestides qui a été élucidée par Claus d'une manière complète. Elle commence par une forme Protozoœa (fig. 236) qui se développe en une Zoé remarquable décrite d'abord par Dohrn sous le nom d'*Elaphocaris*. Celle-ci donne elle-même une forme appelée originellement par Claus *Acanthosoma* qui passe elle-même à une forme nommée *Mastigopus* (fig. 237) d'où il est aisé de passer à l'adulte.

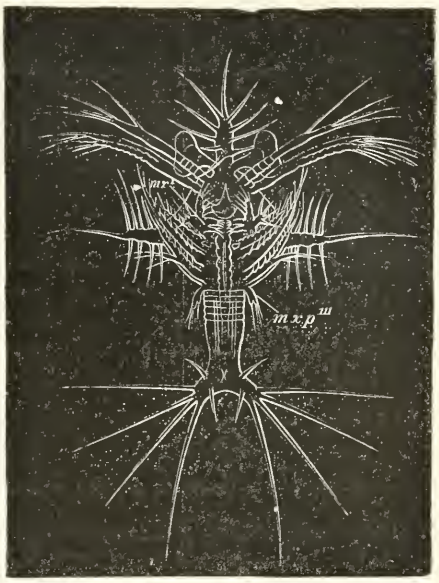


Fig. 236. — Dernier stade Protozoœa de la larve du *Sergestes* (Haphocaris) (d'après Claus) (*).

La remarquable Protozoœa est caractérisée par la présence sur le bouclier dorsal d'une épine frontale et de deux épines latérales armées chacune sur les côtés de longues épines secondaires. Les appendices normaux de la Zoé existent et il y a en outre une petite troisième paire de pattes-mâchoires. La région thoracique est divisée en cinq anneaux courts, mais l'abdomen n'est pas segmenté. La queue est fourchue et porte de longues épines. Les antennes, comme celles du *Penæus*, sont longues, celles de la seconde paire biramées, les mandibules sans palpe. Les deux paires de mâchoires sont pourvues de plaques respiratoires ; la seconde paire a la forme d'une patte et porte à sa base une masse glandulaire que Claus croît être équivalente à la glande du test des Entomostracés. Les pattes-mâchoires ont la forme biramée habituelle. La lèvre supérieure a la forme d'un casque comme celle du Nauplius typique et les yeux sont portés par de très longs pédoncules.

Au véritable stade Zoé apparaissent sur les cinq segments thoraciques des

(1) D'après les observations de Claus (n° 448), il semblerait que la plaque respiratoire est seulement sur l'exopodite et non, comme on l'admet d'ordinaire, sur l'exopodite et l'épipodite fusionnés. Huxley dans son Anatomie comparée (Édition anglaise) réserve ce point à l'élucidation embryologique.

(*) *mxp'''*, troisième paire de pattes-mâchoires.

rudiments biramés des pattes en forme de poches. La queue devient segmentée, mais les segments à l'exception du sixième restent dépourvus d'appendices. Sur le sixième apparaît une très longue poche bilobée, rudiment des pattes natatoires de ce segment. Les segments de l'abdomen sont armés d'épines latérales.

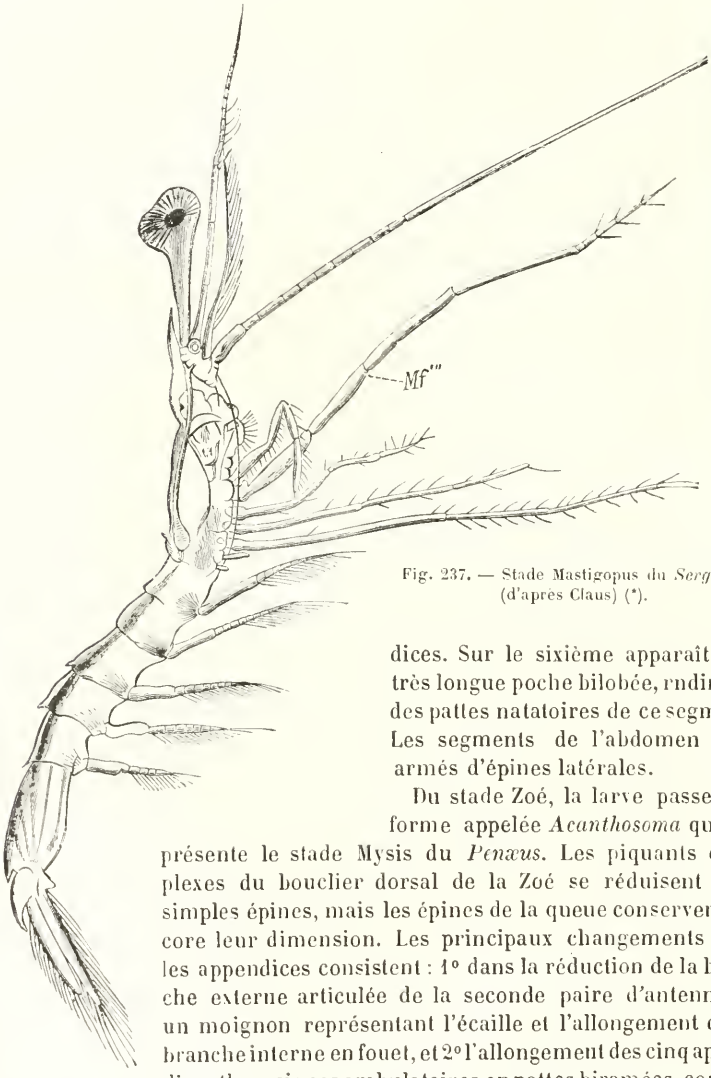


Fig. 237. — Stade Mastigopus du *Sergestes* (d'après Claus) (*).

Du stade Zoé, la larve passe à la forme appelée *Acanthosoma* qui représente le stade Mysis du *Penæus*. Les piquants complexes du bouclier dorsal de la Zoé se réduisent à de simples épines, mais les épines de la queue conservent encore leur dimension. Les principaux changements dans les appendices consistent : 1° dans la réduction de la branche externe articulée de la seconde paire d'antennes à un moignon représentant l'écaille et l'allongement de la branche interne en fouet, et 2° l'allongement des cinq appendices thoraciques ambulatoires en pattes biramées, comme les pattes-mâchoires et l'apparition de pattes abdominales rudimentaires.

Les manifestations externes les plus saillantes du passage du stade *Acanthosoma* au stade *Mastigopus* (fig. 237) se montrent dans l'allongement de l'abdomen, la réduction et l'aplatissement du bouclier céphalo-thoracique et la disparition presque complète de toutes les épines excepté l'antérieure. Les yeux avec

(*) *Mf'''*, troisième paire pattes-mâchoires.

leurs longs pédoncules sont encore très caractéristiques et l'allongement du flagellum de la seconde paire d'antennes est très frappant.

Les mâchoires et les pattes-mâchoires subissent une métamorphose considérable, les pattes abdominales atteignent leur forme adulte et les trois pattes thoraciques ambulatoires antérieures perdent leurs branches externes. Le changement le plus remarquable intéresse les deux dernières paires d'appendices thoraciques qui, au lieu de se métamorphoser comme les précédents, sont complètement ou presque complètement rejetés dans la mue qui commence le stade Mastigopus et se redéveloppent plus tard. Avec la réapparition de ces appendices et les transformations déjà indiquées dans les autres appendices, l'animal atteint la forme adulte.

Quant au développement de la majorité des Carabides, Penæines Palæmonines, Crangonines, on peut établir d'une manière générale qu'ils sortent de l'œuf à l'état de Zoé (fig. 238), avec les appendices antérieurs jusqu'à la troisième paire de pattes-mâchoires. Le thorax n'est pas segmenté, et presque non représenté, mais l'abdomen est long et divisé en segments distincts. Les appendices thoraciques et abdominaux font défaut et la queue est représentée par une plaque simple portant de nombreuses soies et non bifurquée comme chez les Zoés de *Penæus* de Fritz Müller, ou chez celle du *Sergestes*. On observe souvent une épine dorsale sur le second segment abdominal. De la forme Zoé, l'embryon passe au stade Mysis (fig. 239), pendant lequel les appendices thoraciques apparaissent graduellement comme des pattes natatoires biramées ; ils sont tous développés avant les appendices de l'abdomen, à l'exception du dernier. Dans quelques cas, le développement est plus abrégé encore. Ainsi les larves du *Crangon* et du *Palæmonetes* (Faxon, n° 476) possèdent en naissant, des rudiments des deux paires antérieures de pattes thoraciques et le *Palæmon* de trois paires (1).

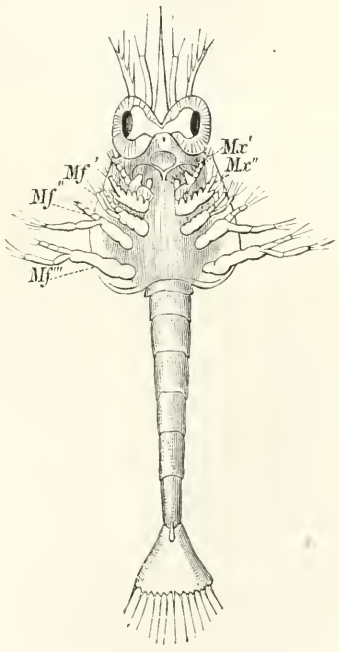


Fig. 238. — Larve d'*Hippolyte* au stade Zoé (d'après Claus) (*).

(1) Fritz Müller a récemment décrit (*Zoologischer Anzeiger*, n° 52) un développement plus abrégé encore chez un *Palæmon* qui vit dans les ruisseaux près de Blumenau

(*) *Mx'* et *Mx''*, première et deuxième paires de mâchoires. — *Mf'*, *Mf''*, *Mf'''*, pattes-mâchoires.

Chez les autres Macroures, la larve sort généralement de l'œuf sous la forme d'une Zoé semblable à celle des Crevettes. Chez les Thalassi-

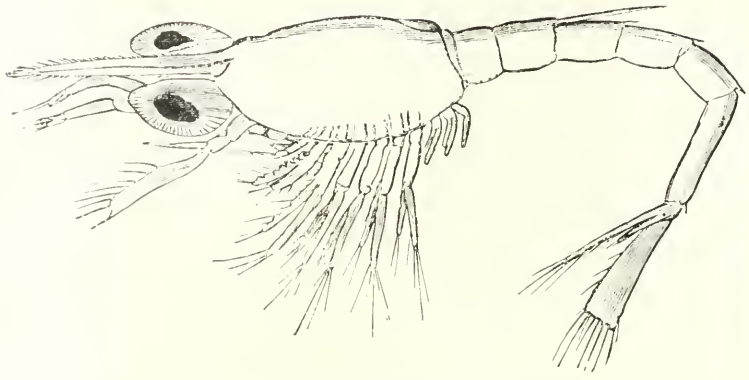


Fig. 239. — Larve d'*Hippolyte* plus avancée après la formation des appendices thoraciques (d'après Claus).

nides et les Pagurides, le stade Mysis a disparu. Les faits les plus remarquables d'abréviation du développement typique, sont présentés, d'une part, par le Homard et l'Ecrevisse, d'autre part, par les Cuirassés (Loricata).

Le développement du Homard a été complètement suivi par S. J. Smith (n° 491) chez le Homard américain (*Homarus americanus*). La larve (fig. 240) sort de l'œuf à un stade Mysis avancé. Le bouclier céphalo-thoracique est entièrement développé et armé en avant d'un rostre. La première paire d'antennes est inarticulée, mais la seconde est biramée, la branche externe formant une large écaille comme chez le Mysis. Les mandibules qui portent un palpe, les mâchoires et les deux pattes-mâchoires antérieures ne diffèrent que dans les détails secondaires des mêmes appendices de l'adulte. La troisième paire de pattes-mâchoires est semblable à celle des Mysis et biramée et les cinq pattes ambulatoires leur ressemblent beaucoup, l'endopodite de la première se terminant en pince imparfaite. L'abdomen est bien développé, mais dépourvu d'appendices ; le second, le troisième, le quatrième et le cinquième segment sont armés d'épines dorsales et latérales.

Au stade suivant, des pattes natatoires ont fait leur apparition sur le deuxième, le troisième, le quatrième et le cinquième segments abdominaux et les appendices déjà existants se rapprochent de leur forme adulte. Plus tard encore, lorsque la larve a près d'un demi-pouce de longueur, le voisinage de l'état adulte est plus marqué et les exopodites des pattes ambulatoires quoique présents sont relativement de dimensions beaucoup plus réduites. Les nageoires du sixième segment abdominal sont formées. Au premier stade observé ensuite, la larve a entièrement perdu ses caractères schizopodes et quoique conservant encore ses mœurs pélagiques ne diffère de la forme adulte que par des caractères génériques.

Comme on l'a déjà vu, il n'y a pas dans le développement de l'Ecrevisse de

Fig. 240. — Larve récemment éclose du *Homarus Americanus* (d'après Smith).

stade larvaire libre, mais le jeune naît avec une forme qui ne diffère de l'adulte que par des détails sans importance.

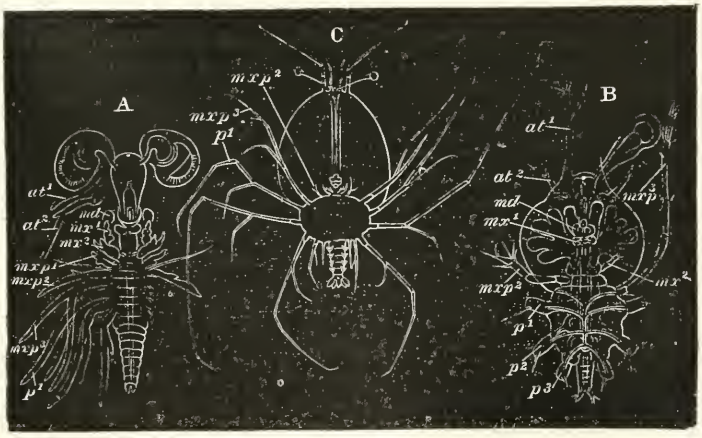


Fig. 241. — Larves des Cuirassés (d'après Claus) (*).

Les formes larvaires des Cuirassés (*Scyllarus*, *Palinurus*) sont depuis long-

(*) A, embryon de *Palinurus* peu avant l'éclosion.

B, jeune larve Phyllosome de Scyllare sans la première patte-mâchoire, les deux derniers appendices thoraciques ou les appendices abdominaux.

C, Phyllosome complètement développé avec tous les appendices des Décapodes.

at^1, antenne de la première paire. — at^2, antenne de la deuxième paire. — *md*, mandibule. — mx^1 — mx^2, mâchoires de la première et de la deuxième paire. — mxp^1—mxp^3, pattes-mâchoires. — p^1 —p^3, appendices thoraciques.

temps connues sous le nom de Phyllosomes (fig. 241) mais leur véritable nature a été montrée pour la première fois par Couch (n° 474). (Couch ne reconnut cependant pas l'identité de sa larve avec le Phyllosome, ce que fit le premier Gerstäcker) et peu après par Gerbe et Coste. Ces observations ne furent pendant longtemps généralement pas acceptées jusqu'à la publication de l'important mémoire de Dohrn (n° 477) faisant connaître comment il avait réussi à obtenir des Phyllosomes en faisant éclore des œufs de Scyllare et de Langouste, et montrant que quelques-uns des phénomènes les plus remarquables de la métamorphose des Cuirassés s'effectuent avant l'éclosion de leur larve.

L'embryon de Scyllare dans l'œuf passe d'abord par le stade nauplien ordinaire, puis après la formation d'une cuticule développe une région thoracico-abdominale complètement recourbée sur la partie antérieure du corps. Il apparaît en outre un certain nombre d'appendices et les rudiments de divers organes, et l'embryon passe à une forme que l'on peut appeler le stade Phyllosome embryonnaire. A ce stade, il existe à la partie antérieure du corps, en avant de la flexion ventrale deux paires d'antennes, des mandibules, deux paires de mâchoires dont la seconde commence à être biramée et *un petit moignon représentant la première paire de pattes-mâchoires.* La partie du corps recourbée consiste en une petite plaque caudale carrée et une région portant des appendices à laquelle sont attachées, en avant, trois paires d'appendices biramés, les secondes et troisièmes pattes-mâchoires et la paire antérieure de pattes ambulatoires. A un stade un peu plus avancé, les mâchoires de la première paire deviennent biramées, il en est de même, mais d'une façon très rudimentaire de la première paire de pattes-mâchoires. La seconde et la troisième paires de pattes ambulatoires deviennent biramées, tandis que les secondes et les troisièmes pattes-mâchoires perdent presque complètement leur branche externe. Il se forme de très petits rudiments des deux pattes ambulatoires postérieures. Si l'embryon est tiré de l'œuf à ce stade (voy. la fig. 241, A qui représente un embryon de *Palinurus* presque semblable) on voit qu'il consiste en un renflement antérieur avec un bouclier dorsal convexe entourant le vitellus, deux yeux pédonculés et un œil médian ; une région thoracique dans laquelle des indications de segmentation sont visibles, avec deux paires postérieures de pattes-mâchoires (*mxp*^{2} et *mxp*^{3}) et les pattes ambulatoires (*p'*) ; une région abdominale distinctement divisée en segments et bifurquée à son extrémité.

Avant l'éclosion de l'embryon, la première paire de pattes-mâchoires *se réduit en diminuant et finit par disparaître.* La seconde paire de mâchoires se réduit à de simples moignons portant quelques soies ; la seconde paire d'antennes paraît aussi subir des changements régressifs, tandis que les deux derniers segments thoraciques cessent d'être distincts. Ainsi pendant la vie embryonnaire la seconde paire d'antennes, la seconde paire de mâchoires, la seconde et la troisième paires de pattes-mâchoires et les deux pattes ambulatoires postérieures subissent des changements régressifs et la première paire de pattes-mâchoires est complètement résorbée !

La forme générale de la larve, lorsqu'elle vient d'éclore (fig. 241, B) n'est pas très différente de celle qu'elle présentait dans les derniers stades traversés dans l'œuf. Le corps est divisé en trois régions : une antérieure céphalique, une moyenne thoracique, et une petite région postérieure abdominale ;

toutes sont caractérisées par leur extrême aplatissement dorso-ventral, de sorte que l'animal entier a la forme d'un disque trilobé dont l'apparence étrange est encore beaucoup augmentée par sa transparence cristalline.

La portion céphalique est ovale et fait légèrement saillie en arrière de façon à surplomber le thorax. Sa face supérieure constitue le bouclier dorsal qui porte en avant sur de longs pédoncules les deux yeux composés entre lesquels est un œil nauplien médian. La bouche est située vers le milieu de la face inférieure du disque antérieur. Elle conduit dans un estomac d'où naissent de chaque côté un diverticule antérieur et un diverticule latéral hépatiques. Le premier diverticule reste simple pendant toute la vie larvaire, mais le second forme un organe glandulaire extrêmement compliqué.

Au bord antérieur du disque est située la première paire d'antennes (at^1) longue, mais inarticulée. En dehors et en arrière naissent les courtes antennes postérieures (at^2) à la base desquelles la glande verte est déjà formée. Autour de la bouche sont les mandibules (md) et la paire antérieure de mâchoires (mx^1) et un peu en arrière la seconde paire de mâchoires (mx^2) consistant en un article basilaire cylindrique et un article terminal court armé de soies. La première paire de pattes-mâchoires manque.

La région thoracique est formée d'un disque ovale segmenté attaché à la face inférieure du disque céphalique. Son segment antérieur porte la seconde paire de pattes-mâchoires (mxp^2), appendices simples et divisés en cinq articles, le segment suivant, la troisième paire de pattes-mâchoires (mxp^3) allongées et divisées en cinq articles, mais uniramées. En arrière naissent trois paires de pattes ambulatoires (p^1, p^2, p^3, dont l'article basilaire seul est représenté dans la figure) à six articles dont le second porte un exopodite. Les deux anneaux thoraciques postérieurs et leurs appendices ne peuvent se reconnaître.

L'abdomen est réduit à un moignon court et imparfaitement segmenté, terminé en une fourche entre les branches de laquelle s'ouvre l'anus. Le Phyllosome même le plus jeune, tel que celui qui vient d'être décrit, ne peut être comparé à une Zoé, mais appartient plutôt par la possession de pattes thoraciques biramées au stade Mysis. Dans la bifurcation de la queue et la présence de l'œil nauplien on voit cependant persister jusqu'à ce stade certains caractères très primitifs.

Le passage de cette jeune larve au Phyllosome complètement formé (fig. 241 C) est très simple. Il consiste essentiellement dans le développement à nouveau de la première paire de pattes-mâchoires et des deux derniers appendices ambulatoires, l'accroissement et la segmentation de l'abdomen et la formation sur lui des pattes natatoires biramées. Dans le cours de ces transformations, la larve devient un véritable Décapode par la disposition et le nombre de ses appendices et elle était en effet rangée dans ce groupe avant que l'on eût reconnu son caractère larvaire. Outre l'apparition de nouveaux appendices, certains changements ont lieu dans ceux qui existent déjà. Les deux pattes-mâchoires postérieures, chez le Phyllosome du *Palinurus* au moins, acquièrent de nouveau un exopodite en même temps que les pattes ambulatoires biramées développent des épipodites sous la forme de poches branchiales.

Le mode de passage du Phyllosome à l'adulte n'est pas connu, mais il es facile de voir d'après les formes de Phyllosomes les plus âgées que la plaque

céphalique dorsale s'étend au-dessus du thorax et donne naissance au bouclier céphalo-thoracique de l'adulte.

Il y a de légères différences de formes surtout dans les antennes entre les Phyllosomes du Scyllare et de la Langouste, mais la principale différence dans le développement est que la première paire de pattes-mâchoires de l'embryon du *Palinurus*, quoique réduite à l'état embryonnaire, ne disparaît pas complètement au moins jusqu'après le commencement de la vie larvaire libre ; et il est douteux qu'elle le fasse jamais. Le Phyllosome du *Palinurus* fraîchement éclos est beaucoup plus développé que celui de Scyllare.

Brachyures. — Tous les Brachyures, à l'exception d'une ou plusieurs espèces de Crabes terrestres (1) sortent de l'œuf à l'état de Zoé, et quoiqu'il y ait de légères variations de structure, la Zoé des Crabes est cependant d'une manière générale une forme bien caractérisée. Immédiatement après l'éclosion (fig. 229), elle a une forme un peu ovale, avec un long abdomen distinctement segmenté, recourbé sous le thorax. Le bouclier céphalo-thoracique recouvre la partie antérieure du corps, et se prolonge en une longue épine frontale dirigée en avant et naissant de l'espace intermédiaire aux deux yeux, une longue épine dorsale dirigée en arrière et deux épines latérales.

A la face inférieure du corps sont attachés les appendices antérieurs jusqu'à la seconde patte-mâchoire, tandis que les six paires d'appendices thoraciques suivantes sont ou absentes, ou représentées seulement sous une forme très rudimentaire. L'abdomen est dépourvu d'appendices.

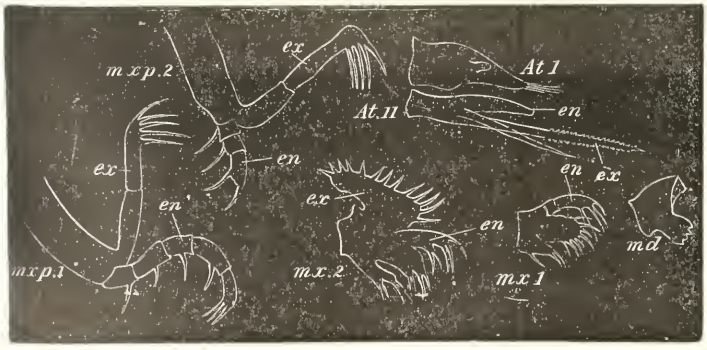


Fig. 242. — Appendices de la Zoé d'un Crabe (*).

Les antennes antérieures sont simples et inarticulées, mais pourvues à leur extrémité de quelques poils olfactifs (deux seulement chez le

(1) Il a été démontré que le plus grand nombre des Crabes terrestres sortent de œuf sous la forme de Zoé.

(*) *AtI*, antenne de la première paire. — *AtII*, antenne de la seconde paire. — *md*, mandibule (sans palpe). — *mx*^{1}, mâchoire de la première paire. — *mx*^{2}, mâchoire de la deuxième paire. — *mx*^{3}, mâchoire de la troisième paire. — *mxp*^{1}, *mxp*^{2}, pattes-mâchoires de la première et de la deuxième paire.

Carcinus mœnas) et d'une ou deux soies. Le rudiment du fouet secondaire apparaît chez les très jeunes Zoés sur le côté interne des antennules (fig. 242, *At* 1). Les antennes postérieures sont dépourvues de fouet, mais possèdent une écaille représentant l'exopodite (fig. 242, *At II. ex*), et d'ordinaire une saillie épineuse. Le fouet se développe de très bonne heure et est représenté dans la figure 242, *At. II. en.* Les mandibules (*md*) sont grandes, mais sans palpe. Les mâchoires antérieures, (*mx* 1) ont un court endopodite à deux articles (palpe), avec quelques soies et une portion basilaire avec deux lames, dont la plus grande est la lame distale, armées l'une et l'autre de soies raides. Les mâchoires postérieures sont formées d'une petite plaque respiratoire (exopodite), un endopodite (palpe) en forme de double lame et deux articles basilaires continués chacun en une double lame. Les deux pattes-mâchoires (*mx p.* 1 et *mx p.* 2) ont la forme et la fonction de pattes natatoires biramées. Leur exopodite est bien articulé et porte de longues soies à son extrémité, l'endopodite de la paire antérieure est long et divisé en cinq articles, celui de la seconde paire n'a que trois articles et est relativement court.

Dans la queue divisée en six segments, le second porte d'ordinaire deux épines dirigées en haut et les trois suivants, chacun deux épines dirigées en arrière. Le telson ou plaque natatoire n'est pas d'abord séparé du sixième segment; de chaque côté, il se prolonge en deux

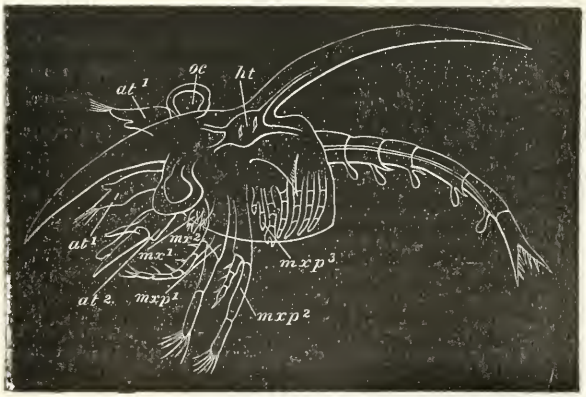


Fig. 243. — Zoé de Crabe après le développement de la troisième paire de pattes-mâchoires et des appendices thoraciques et abdominaux (*).

petites branches de fourche bien marquées à chacune desquelles sont à l'ordinaire attachées trois soies (fig. 243). Le cœur (fig. 243, *ht*) est

(*) *at*¹, antenne de la première paire. — *at*², antenne de la seconde paire. — *mx*¹, mâchoire de la première paire. — *mx*², mâchoire de la seconde paire. — *mxp*¹, *mxp*², *mxp*³, pattes-mâchoires. — *e*, œil. — *ht*, cœur.

situé sous l'épine dorsale et se continue avec des aortes antérieure, postérieure et dorsale. Il n'a que deux paires d'orifices veineux.

Pendant le stade Zoé, la larve augmente rapidement de dimensions et subit des changements considérables dans ses appendices qui atteignent le nombre normal chez les Décapodes (fig. 243). Un fouet se développe sur les deux paires d'antennes et devient très long. Avant la fin de ce stade, il apparaît sur la mandibule un très petit palpe inarticulé. En arrière de la seconde patte-mâchoire, la troisième patte-mâchoire (mxp^3) apparaît de bonne heure comme un petit appendice biramé et les cinq pattes ambulatoires sont distinctement formées comme des appendices uniramés, les exopodites faisant défaut. La troisième paire de pattes-mâchoires et les trois pattes ambulatoires suivantes développent des poches branchiales. Les pattes abdominales se forment du second au sixième segments abdominaux, comme de simples poches.

La Zoé la plus âgée se transforme à sa mue en une forme appelée Mégalope qui est en réalité presque identique avec un Décapode anomoure. Il n'y a pas de stade Schizopode intercalé, ce qui montre que le développement est sous beaucoup de rapports très abrégé. Les caractères essentiels de la Mégalope consistent dans : 1° la réduction des deux pattes-mâchoires antérieures, qui cessent de fonctionner comme pattes natatoires, et prennent la forme adulte en même temps que les appendices qui leur sont antérieurs ; 2° le développement fonctionnel complet des cinq appendices ambulatoires, et 3° la réduction du telson bifurqué à une plaque natatoire ovale et l'accroissement des pattes abdominales qui deviennent de larges plaques natatoires et sont en même temps pourvues de courts endopodites qui servent à enfermer les pieds des deux côtés.

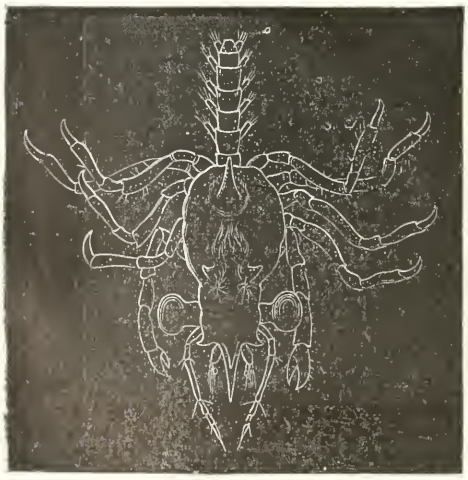


Fig. 244. — Larve de Crabe au stade Mégalope.

Tout en présentant ces caractères essentiels, la forme Mégalope diffère considérablement dans les différents cas. Quelquefois, comme chez le *Carcinus mœnas*, les épines zoéennes de la plus jeune Mégalope sont si grandes que la larve ressemble plus à une Zoé qu'à une Mégalope (Spence Bate, n° 470). Dans d'autres cas, comme celui représenté dans la figure 244, les

épines zoéennes existent encore, mais sont très réduites et le bouclier céphalo-thoracique a à très peu près la forme adulte. Dans d'autres cas encore (*Portunus*) les épines zoéennes sont complètement rejetées au plus jeune stade Mégalope.

Le passage de la plus jeune Mégalope à la forme adulte se fait graduellement et par une série de mues.

Quelques-unes des formes Zoés de brachyures s'écartent considérablement du type décrit, surtout dans l'armature du bouclier. Dans quelques formes, les épines font complètement défaut, comme chez le *Maia* (Couch, n° 474) et l'*Eurynome*. Dans d'autres formes, l'épine frontale peut être très réduite ou absente (*Inachus* et *Achæus*). L'épine dorsale peut aussi faire défaut et dans une forme décrite par Dohrn (n° 478) il y a une longue épine frontale et deux paires d'épines latérales, mais pas d'épine dorsale. Les épines dorsale et frontale peuvent atteindre des dimensions énormes et être renflées à leurs extrémités (Dohrn). Claus a décrit sous le nom de *Pterocharis* une forme dans laquelle le bouclier céphalo-thoracique s'étale latéralement en deux expansions aliformes.

La Zoé du *Porcellana* présente les particularités les plus remarquables et, comme on pouvait le prévoir d'après la position systématique de l'adulte, est sous certains rapports intermédiaire entre les Zoés des Macroures et celles des Brachyures. Elle est caractérisée par la forme ovale du corps et par la présence d'une épine frontale extrêmement longue et de deux épines postérieures. L'épine dorsale ordinaire manque. La plaque caudale est arrondie et a les caractères de la queue d'une Zoé de Macroure, mais chez la jeune Zoé, la troisième paire de pattes-mâchoires fait défaut et les appendices ont en général un caractère brachyure. Le stade Mégalope est à peine représenté puisque l'adulte peut presque être regardé comme une Mégalope permanente.

Stomatopodes. — L'histoire des formes larvaires des Stomatopodes (Squille, etc.) n'a malheureusement pas été suivie d'une manière complète, mais ce qu'on sait d'après les recherches de Fritz Müller (n° 495) et de Claus (n° 494) est d'une très grande importance. Il y a, semble-t-il, deux types larvaires qui tous deux ont été décrits comme des formes adultes sous les noms d'*Erichthus* et d'*Alima*.

La plus jeune forme Erichthus connue a environ deux millimètres de long et présente les caractères d'une Zoé modifiée (fig. 245). Le corps est divisé en trois régions, une région antérieure non segmentée sur laquelle sont fixées les deux paires d'antennes, les mandibules et les deux paires de mâchoires. Cette portion porte un bouclier dorsal recouvrant la région suivante ou moyenne

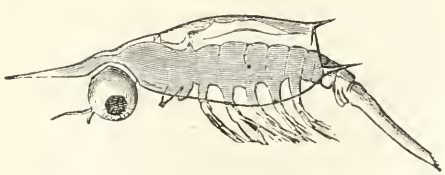


Fig. 245. — Second stade de la larve Erichthus de Squille avec cinq paires de pattes-mâchoires et la première paire d'appendices abdominaux (d'après Claus).

qui consiste elle-même en cinq segments portant chacun une paire d'appendices biramés. Ces appendices représentent les cinq pattes-mâchoires de l'adulte (1). La portion postérieure du corps est dépourvue d'appendices. Elle consiste en trois courts segments antérieurs, les trois derniers segments thoraciques de l'adulte et une longue queue non segmentée. Les trois segments thoraciques apodes sont recouverts par le bouclier dorsal. Les deux paires d'antennes sont uniramées et comparativement courtes. Les mandibules, comme celles des Phyllopodes, sont dépourvues de palpes et les deux paires de mâchoires qui suivent sont petites. Les cinq paires de pattes-mâchoires ont les caractères des appendices zoéens biramés normaux. En avant de la tête sont situés deux yeux composés à pédoncules courts qui deviennent plus longs dans les stades suivants; entre eux est un œil médian. Le bouclier dorsal est inséré immédiatement en arrière de cet œil et porte comme chez la Zoé typique une épine frontale; son bord postérieur se continue en deux épines latérales et une médiane. Dans une larve d'environ trois millimètres une paire d'appendices biramés apparaissent en arrière des trois segments thoraciques apodes. C'est la paire antérieure des pattes abdominales (fig. 245). La branche interne de la seconde paire de pattes-mâchoires s'allonge bien-

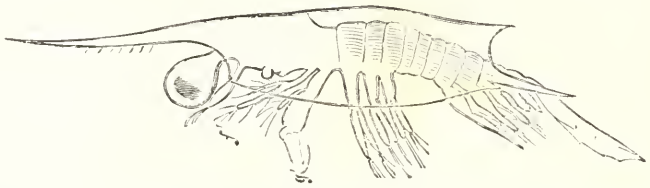


Fig. 246. — Larve Erichthus de Squille à un stade avancé avec cinq paires d'appendices abdominaux (d'après Claus) (*).

tôt notablement, indiquant déjà ses dimensions considérables et sa forme préhensile (fig. 246, *g*). Lorsque la larve après une ou deux mues atteint une longueur de six millimètres (fig. 246), l'abdomen a six segments (le sixième à peine différencié) portant chacun une paire d'appendices (les deux postérieurs encore rudimentaires) qui se sont graduellement développés d'avant en arrière. Les trois derniers segments thoraciques sont encore dépourvus d'appendices.

Quelques changements importants ont porté sur d'autres parties. Les deux paires d'antennes ont acquis un second fouet, mais la mandibule est encore dépourvue de palpe. La première et la seconde paire de pattes-mâchoires ont l'une et l'autre subi des modifications importantes. Leur branche externe (exopodite) a été rejetée et une plaque branchiale (épipodite) a fait son apparition comme une expansion de leur article basilaire. Chacune d'elles est composée de six articles. Les trois appendices biramés suivants ont conservé leurs premiers caractères, mais sont très réduits en dimension. Dans les mues suivantes, les particularités nouvelles les plus remarquables intéres-

(1) Ces cinq pattes-mâchoires correspondent aux trois pattes-mâchoires et aux deux appendices ambulatoires antérieurs des Décapodes.

(*) *f*, première paire de pattes-mâchoires. — *g*, deuxième paire de pattes-mâchoires.

sent les trois pattes-mâchoires postérieures qui *s'atrophient et sont ou complètement rejetées ou réduites à de simples sacs inarticulés* (fig. 247). Au stade où le type *Erichthus* parfait est atteint, ces trois appendices ont reparu dans leur forme permanente et chacun d'eux porte un sac branchial sur son article coxal. En arrière les trois appendices ambulatoires du thorax ont aussi fait

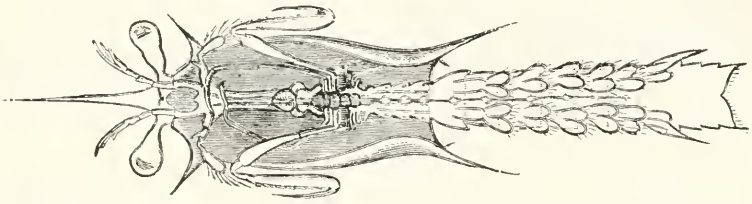


Fig. 247. — Larve Erichthus de Squille à un stade avancé après que les trois pattes-mâchoires postérieures ont été réduites à l'état de petites poches.

leur apparition, d'abord comme de simples bourgeons qui plus tard cependant deviennent biramés. Leur développement complète le nombre des appendices de l'adulte.

Les points les plus remarquables dans l'histoire du développement qui vient d'être exposée sont les suivants:

1° Les segments thoraciques et abdominaux (sans parler de leurs appendices) se développent successivement d'avant en arrière ;

2° Les trois dernières pattes-mâchoires se développent avant les pattes abdominales en appendices biramés, mais s'atrophient plus tard pour se redévelopper sous leur forme permanente ;

3° Les pattes abdominales se développent successivement d'avant en arrière et toute la série est complètement formée avant qu'il n'ait apparu une trace des appendices des trois derniers segments thoraciques. On peut mentionner comme un point important que la Zoé de la Squille a un cœur allongé et divisé en chambres nombreuses et non pas le cœur court et compacte qui se rencontre d'ordinaire dans les Zoés.

Les stades les plus jeunes de la larve Alima ne sont pas connus (1), mais le premier stade observé est remarquable en ce qu'il ne présente pas de trace des trois paires postérieures de pattes-mâchoires, ou des trois paires suivantes d'appendices thoraciques. Les segments auxquels appartiennent ces appendices sont cependant bien développés. La queue possède tous ces segments avec le nombre normal de pattes natatoires bien développées. La larve représente en fait le stade Erichthus après l'atrophie des trois paires postérieures de pattes-mâchoires ; mais il est probable que ces appendices ne se développent jamais dans cette forme de larve.

Sauf dans ces particularités, la forme larvaire Alima ressemble beaucoup à la forme Erichthus.

Nébaliadés. — Le développement de la *Nebalia* est abrégé, mais on voit d'après les figures (2) de Metschnikoff qu'il ressemble beaucoup à celui du

(1) Les observations de Brooks (n° 493) rendent probable que la larve Alima sort de l'œuf sous une forme qui ne diffère pas beaucoup de la plus jeune larve connue.

(2) Son mémoire est malheureusement écrit en russe.

Mysis. L'abdomen renferme relativement peu de vitellus et est recourbé sur la face ventrale du thorax. L'embryon traverse dans l'œuf un stade nauplien avec trois appendices et plus tard un stade avec les appendices zoéens.

Lorsque la larve sort de l'œuf, la plupart de ses appendices sont formés, mais elle est encore enveloppée dans un tégument larvaire et, comme le *Mysis*, recourbe son abdomen vers la face dorsale. Lorsque la larve éclôt enfin elle ne diffère pas beaucoup de l'adulte.

Cumacés. — Le développement des Cumacés s'effectue en grande partie dans l'œuf et Dohrn (n° 496) a montré qu'il ressemble sous beaucoup de rapports à celui des Isopodes. Il existe un organe dorsal en arrière duquel il se forme un pli qui donne à l'embryon une flexion dorsale. Ces deux traits sont éminemment caractéristiques des Isopodes.

La formation des deux paires d'antennes, des mandibules des deux paires de mâchoires et des sept paires suivantes d'appendices a lieu de bonne heure. La paire d'appendices située en arrière de la seconde mâchoire prend une forme ambulatoire et montre de très bonne heure un caractère Schizopode, différant, sous ces deux rapports, des appendices homologues des Isopodes. Le bouclier céphalo-thoracique commence à se former lorsque les appendices sont encore tout à fait rudimentaires et représentés par une paire de replis de la région maxillaire. Les yeux se forment un peu après de chaque côté de la tête et se réunissent seulement plus tard pour former l'œil médian sessile caractéristique de l'adulte.

Les deux paires d'appendices postérieures aux deuxièmes mâchoires se transforment en pattes-mâchoires et l'exopodite du premier devient la branche principale, tandis que dans la seconde patte-mâchoire extérieurement semblable l'exopodite s'atrophie et l'endopodite reste seul.

La larve éclôt sans la dernière paire de membres thoraciques ou les appendices abdominaux qui ne se développent jamais chez la femelle, mais sous d'autres rapports ressemble beaucoup à l'adulte. Avant l'éclosion la courbure dorsale est remplacée par une courbure ventrale et la larve acquiert un aspect plus semblable à un Décapode.

Copépodes.

Nageurs. — Les Copépodes libres sont incontestablement au nombre des formes les plus inférieures des Crustacés libres ou ne menant pas une vie parasite. Bien que quelques traits de leur anatomie comme, par exemple, l'absence d'un cœur, puissent être attribués à un développement régressif, cependant la conservation de l'œil médian du Nauplius comme seul organe de vision (1), la simplicité des pattes natatoires biramées et d'autres caractères permettent de les considérer comme des formes très primitives qui se sont peu écartées de la ligne principale du développement des Crustacés. Ils présentent une longue série de formes transitoires entre le stade nauplien et l'état adulte.

Encore dans l'œuf, l'embryon est divisé par deux constrictions trans-

(1) Les Pontellides font exception en ce qu'ils possèdent outre l'œil médian des yeux latéraux pairs.

versales en trois segments sur lesquels se développent les trois appendices naupliens, c'est-à-dire les deux paires d'antennes et les mandibules. Lorsque l'embryon est éclos, toute indication de division en segments a disparu, mais la larve est, dans le sens le plus complet, un Nauplius typique (1). Il y a de légères variations dans la forme du Nauplius dans les différents genres, mais sa forme et ses caractères généraux sont très constants. Il a (fig. 248 A) un corps ovale non segmenté de la face ventrale duquel naissent trois paires d'appendices. L'antérieure (*at*1) est uniramée et formée d'ordinaire de trois articles qui portent des soies à leur face inférieure. Les deux paires postérieures

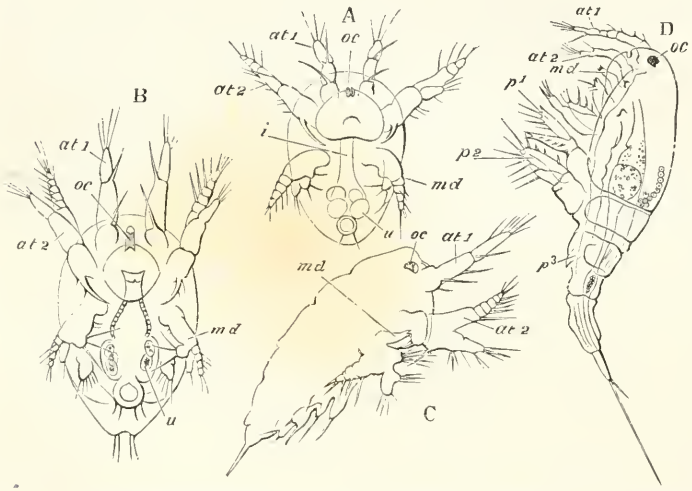


Fig. 248. — Stades successifs du développement du *Cyclops tenuicornis* (emprunté à Bronn, d'après Claus)(*).

sont l'une et l'autre biramées. La seconde paire d'antennes (*at*2) est la plus grande; sa portion basilaire (protopodite) porte de son côté interne une puissante épine en forme de crochet; sa branche externe est plus longue et multi-articulée; sa branche interne n'a que deux articles. Les mandibules (*md*), quoique plus petites que la deuxième paire d'antennes, ont une structure presque identique, leur protopodite ne porte pas encore de saillie en forme de lame. Entre les points d'insertion de la première paire d'antennes est l'œil médian (*oc*) qui se

(1) Le nom de Nauplius a été appliqué à la larve du Cyclope et d'organismes voisins par O. F. Müller qui les prenait pour des formes adultes.

(*) A,B,C, stades Nauplius.

D. Le plus jeune stade Copépode. Dans cette figure les mâchoires et les deux branches de pattes-mâchoires se voient immédiatement en arrière de la mandibule *md*. — *oc*, œil, — *at*1, première paire d'antennes. — *at*2, deuxième paire d'antennes. — *md*, mandibule. — *p*1, première paire de pattes. — *p*2, deuxième paire de pattes. — *p*3, troisième paire de pattes. — *u*, concrétions excrétoires dans l'intestin.

forme par la coalescence de deux parties distinctes. La bouche est ventrale et située sur la ligne médiane entre les antennes de la seconde paire et les mandibules, elle possède une lèvre supérieure impaire. L'extrémité postérieure de l'embryon porte deux soies entre lesquelles est situé l'anus, et dans quelques cas il y a en ce point une légère indication de la future fourche caudale.

La larve passe par des mues successives à chacune desquelles le corps s'allonge et subit quelques autres changements. D'abord une paire d'appendices apparaissent en arrière des mandibules et forment les mâchoires (fig. 248, B) ; en même temps l'article basilaire des mâchoires développe une lame tranchante. Ensuite se forment trois paires successives d'appendices, ceux appelés pattes-mâchoires (homologues à la seconde paire de mâchoires) et les deux premiers membres thoraciques. Chacun d'eux quoique très rudimentaire est cependant bifide. Le corps devient très allongé et la fourche caudale plus développée.

Jusqu'à ce stade du développement, les appendices du Nauplius ont conservé leur caractère primitif presque inaltéré ; mais après quelques nouvelles mues, un changement soudain a lieu : un bouclier céphalo-thoracique se développe complètement et la larve prend les caractères d'un Copépode adulte dont elle diffère surtout par le nombre moindre des segments et des appendices. Au commencement du stade « Cyclope », le nombre des appendices est le même qu'au dernier stade Nauplius. Il y a (fig. 248, D) un céphalo-thorax bien développé et en arrière quatre segments libres. La région céphalo-thoracique porte les antennes, les mandibules, les mâchoires, la paire maintenant double de pattes-mâchoires (dérivées de la paire d'appendices originellement simple) et la première paire d'appendices thoraciques (p^1). La seconde paire d'appendices thoraciques (p^2) est fixée au premier segment libre et le rudiment d'une troisième paire fait saillie sur le second segment libre. La première paire d'antennes s'est allongée par l'addition de nouveaux articles et continue à augmenter de longueur dans les mues suivantes jusqu'à ce qu'elle ait atteint son développement adulte complet et forme alors le principal organe de locomotion. La seconde paire d'antennes est très réduite et a perdu l'une de ses branches. Les deux branches des mandibules sont réduites à un simple palpe et la lame a acquis toute son importance. Les mâchoires et les appendices suivants ont considérablement augmenté de dimensions, tous sont biramés, mais les deux branches ne sont pas encore articulées. L'état adulte est atteint graduellement après une série de mues successives dans lesquelles de nouveaux segments et de nouveaux appendices se forment et de nouveaux articles se surajoutent dans les appendices déjà présents.

Parasites. — Les premiers stades du développement des Copépodes pa-

rasites ressemblent beaucoup à ceux des formes libres, mais, comme on pouvait s'y attendre d'après les modifications singulières de la forme de l'adulte, ils présentent un grand nombre de caractères secondaires. Dans les cas connus une larve Nauplius plus ou moins modifiée est d'ordinaire conservée.

Le développement de l'*Achtheres percarum*, espèce de Lernéopode parasite dans la cavité buccale, etc., de la Perche commune peut être pris comme exemple du mode de développement de ces formes. La larve sort de l'œuf sous la forme d'un Nauplius très simplifié (fig. 249, A). Son corps est ovale et

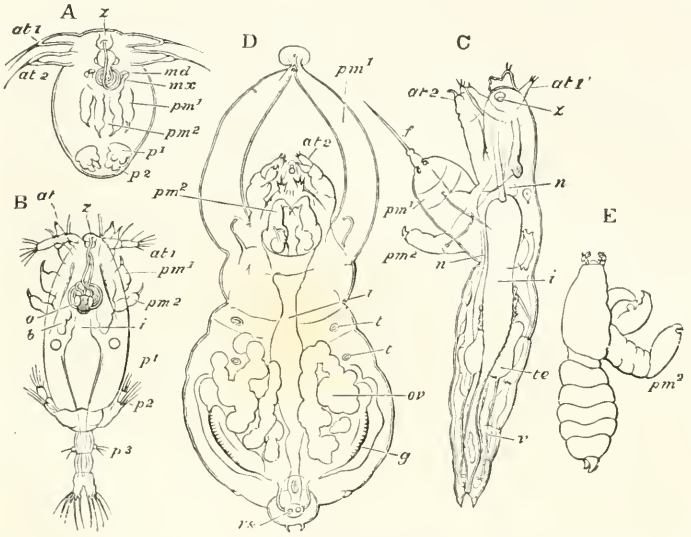


Fig. 249. — Stades successifs du développement de l'*Achtheres percarum* (emprunté à Bronn, d'après Claus) (*).

porte seulement les deux paires antérieures d'appendices du Nauplius toutes deux à l'état rudimentaire de tiges inarticulées. L'œil médian existe et l'on observe également une papille sternale particulière sur laquelle s'ouvre un canal spiral rempli d'une substance glutineuse qui est probablement dérivée d'une glande qui disparaît lors de l'achèvement du canal. La fonction probable de cet organe est d'aider plus tard à la fixation du parasite à son hôte. Sous le tégument du Nauplius sont visibles un certain nombre d'appendices qui deviennent fonctionnels après la première mue qui a lieu quelques heures après l'éclosion du Nauplius ; la larve passe alors de ce stade Nauplius rudimentaire à un stade correspondant au stade Cyclope des formes libres

(*) A, stade Nauplius modifié. — B, stade Cyclope. — C, stade avancé d'un embryon mâle. — D, femelle à l'état de maturité sexuelle. — E, mâle à l'état de maturité sexuelle. — at^1, première paire d'antennes. — at^2, deuxième paire d'antennes. — *md*, mandibules. — *mx*, mâchoires. — pm^1, paire externe de pattes-mâchoires. — pm^2, paire interne de pattes-mâchoires. — p^1, première paire de pattes. — p^2, deuxième paire de pattes. — *z*, organe frontal. — *i*, intestin. — *o*, œil larvaire. — *b*, corps glandulaire. — *t*, organe de tact. — *ov*, ovaire. — *f*, tige portée par les pattes-mâchoires coalescentes. — *g*, glande cémentaire. — *rs*, réceptacle séminal. — *n*, système nerveux. — *te*, testicule. — *v*, canal déférent.

(fig. 249 A). Au stade Cyclope, le corps de la larve est allongé et pourvu d'un large bouclier céphalo-thoracique et de quatre segments postérieurs libres dont le dernier porte une queue bifurquée.

Il existe alors huit paires d'appendices savoir : des antennes (deux paires), des mandibules, des mâchoires, des pattes-mâchoires et trois paires de pattes natatoires. Les appendices du Nauplius sont très modifiés. La première paire d'antennes est triarticulée et la seconde biramée. La branche externe est la plus longue et porte à son extrémité une soie en forme de griffe ; la larve se fixe à l'aide de cette paire d'appendices. Les mandibules sont petites et en rapport avec la bouche proboscidiforme. La paire de mâchoires unique est petite et pourvue d'un palpe. Les pattes-mâchoires (pm^1 et pm^2) sont considérées par Claus comme un appendice simple primitivement biramé, mais apparaissent de bonne heure comme deux formations distinctes (1) dont l'externe et la plus grande devient le principal organe de fixation de la larve. L'une et l'autre à ce stade sont des appendices simples bi-articulés. Les deux paires antérieures de pattes natatoires ont la constitution typique et consistent en un protopodite portant un exopodite inarticulé et un endopodite. La première paire est fixée au céphalo-thorax et la seconde (p^2) au premier segment thoracique libre. La troisième paire est très petite et fixée au second segment libre. La bouche est située à l'extrémité d'une sorte de trompe formée par des prolongements des lèvres supérieure et inférieure. Le tube digestif est très simple et l'anus ouvert entre les branches de la fourche caudale.

Entre ce stade et le premier connu ensuite, il est possible qu'il y ait un ou plusieurs stades intermédiaires. Quoi qu'il en soit la larve au premier stade observé (fig. 249, C) est déjà parasite dans la bouche de la Perche et a pris un aspect vermiforme allongé. Le corps est divisé en deux régions, l'une antérieure non segmentée et l'autre postérieure formée de cinq segments dont l'antérieur est le premier segment thoracique qui au stade antérieur était confondu avec le céphalo-thorax. La queue porte une fourche rudimentaire entre les branches de laquelle s'ouvre l'anus. Les pattes natatoires ont disparu de même que l'œil et le canal spiral de l'organe frontal embryonnaire. Les divisions externes de la patte-mâchoire ont subi les modifications les plus importantes et se sont soudées par leurs extrémités où elles forment un organe d'où naît une tige allongée (*f*) par laquelle la larve est fixée à la bouche ou aux branchies de son hôte. Les antennes et les mâchoires ont presque acquis leur forme définitive. Le système nerveux consiste en des ganglions sus et sous-œsophagiens dont les derniers émettent deux troncs latéraux. A ce stade les mâles et les femelles peuvent déjà se distinguer non seulement par certaines différences dans les organes génitaux rudimentaires, mais aussi par le fait que la branche externe des pattes-mâchoires est beaucoup plus longue chez la femelle que chez le mâle et s'avance au delà de la tête.

L'état adulte est atteint à la mue suivante. Les pattes-mâchoires externes du mâle (fig. 249, E, pm^2) se séparent de nouveau ; chez la femelle (fig. 249, D), elles restent soudées et développent une ventouse. Le mâle a seulement un cinquième de la longueur de la femelle. Dans les deux sexes, l'abdomen est très réduit.

(1) Van Beneden (n° 506) dans les genres observés par lui trouve que les deux pattes-mâchoires sont en réalité des paires d'appendices distinctes.

Dans les genres *Anchorella*, *Lernæopoda*, *Brachiella* et *Hessia*, Ed. van Beneden a montré (n° 506) que l'embryon quoique passant par un stade crypto-nauplius dans l'œuf est déjà à l'éclosion au stade Cyclope.

Branchiures. — Les singuliers parasites du genre *Argulus* dont les affinités avec les Copépodes ont été démontrées par Claus (n° 511) éclosent au stade Cyclope et ne possèdent point de stade nauplius. Au moment de l'éclosion la larve ressemble beaucoup à l'adulte dans sa forme générale. Ses appendices sont cependant très voisins de ceux d'un Copépode larvaire typique. Le corps est constitué par un céphalo-thorax et une région libre en arrière. Le céphalo-thorax porte à sa face inférieure les antennes (deux paires), les mandibules, les pattes-mâchoires et la première paire de pattes thoraciques.

La première paire d'antennes est triarticulée, mais l'article basilaire porte un crochet. La seconde paire est biramée, la branche interne terminée par un crochet. La mandibule porte un palpe, mais celui-ci est complètement séparé de la lame tranchante (1). La mâchoire, d'après Claus, paraîtrait faire défaut.

Les deux divisions typiques des pattes-mâchoires des Copépodes existent, une division externe et antérieure plus grande et une autre postérieure interne, plus petite. La première paire de pattes thoraciques est, comme c'est l'ordinaire chez les Copépodes, attachée au céphalothorax. Elle n'a pas le caractère typique biramé des Copépodes. Il y a en arrière du céphalo-thorax quatre segments libres, dont le dernier se termine en une fourche. Trois d'entre eux portent des appendices qui sont rudimentaires à ce stade larvaire précoce. A la face dorsale existent des yeux pairs et un œil impair médian.

Entre l'état larvaire et l'état adulte intervient une série de mues.

Cirripèdes.

Les larves de tous les Cirripèdes, à une ou deux exceptions près, sortent de l'œuf à l'état de Nauplius. Les Nauplius diffèrent un peu dans les différents groupes et les stades post-naupliens présentent des variations considérables.

Il convient de traiter successivement de l'histoire larvaire des quatre sous-ordres, les Thoraciques, les Abdominaux, les Apodes et les Rhizocéphales.

Thoraciques. — Les larves aussitôt écloses quittent les lamelles ovigères de leur parent et sortent par un orifice du manteau situé près de la bouche ; pendant ce passage la coquille du parent est ouverte et les mouvements des pieds cirriformes cessent.

(1) Il ne semble pas impossible que les appendices considérés par Claus comme les palpes mandibulaires puissent représenter en réalité la mâchoire qui autrement semblerait être absente. Ce mode d'interprétation rapprocherait bien davantage les appendices de l'*Argulus* de ceux des Copépodes parasites. Il ne semble pas incompatible avec l'existence des mâchoires en stylet découvertes par Claus chez l'adulte.

Les stades larvaires commencent par un Nauplius qui, quoique regardé par Claus comme ressemblant beaucoup au Nauplius des Copépodes (fig. 250 et 251 A) a certainement des caractères propres très marqués et sous quelques rapports se rapproche du Nauplius des Phyllopodes. Il est, dans le plus jeune stade, de forme à peu près triangulaire et recouvert du côté dorsal par un bouclier dorsal très délicat et difficile à voir, se prolongeant latéralement en deux cornes coniques très particulières (fig. 250, *lb*) qui sont les formations les plus caracté-

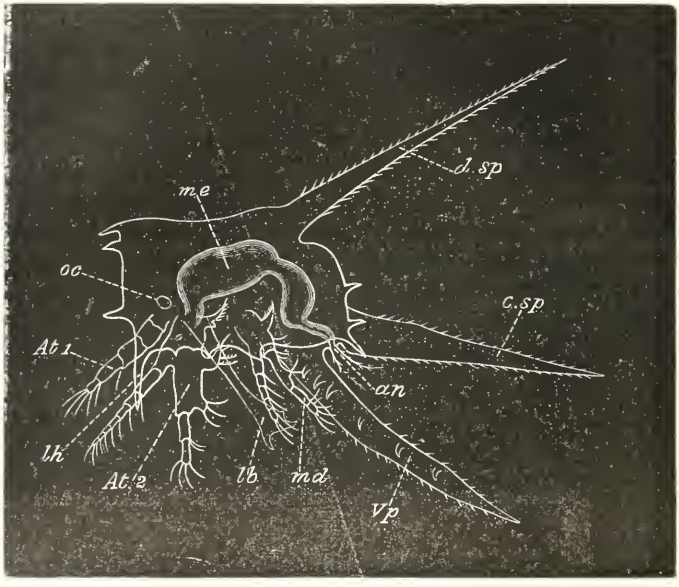


Fig. 250. — Larve Nauplius de *Lepas fascicularis* vue de profil (*).

ristiques du Nauplius des Cirripèdes. Elles sont en rapport avec une masse glandulaire dont la sécrétion sort à leur sommet. En avant, le bouclier dorsal a la même extension que le corps, mais en arrière, il le dépasse légèrement.

Un œil impair est situé sur la face ventrale de la tête, et immédiatement en arrière de lui s'insère une lèvre supérieure plus ou moins considérable (*lb*) qui ressemble plutôt au labre des Phyllopodes qu'à celui des Copépodes. La bouche et l'anus sont présents l'un et l'autre, et l'extrémité postérieure du corps est légèrement bifurquée dans quel-

(1) L'*Alepas squalicola*, d'après Koren et Danielssen, fait exception à cette règle et sort de l'œuf avec six paires d'appendices.

(*) *oc*, œil. — *At.1*, antenne de la première paire. — *At.2*, antenne de la seconde paire. — *md*, mandibule. — *lb*, labre. — *an*, anus. — *me*, mésentéron. — *d.sp*, épine dorsale. — *c.sp*, épine caudale. — *Vp*, épine ventrale. — *lh*, cornes latérales.

ques formes, mais se termine dans d'autres comme le *Lepas fascicularis* en une épine allongée. L'antérieure des trois paires d'appendices (At^1) du Nauplius est uniramée et les deux postérieures (At^2 et *md*) sont biramées. Les protopodites de l'une et de l'autre portent de forts crochets comme ceux des Nauplius des Copépodes et des Phyllopodes. Dans quelques Nauplius, comme celui du *Balanus*, les appendices sont d'abord inarticulés, mais chez d'autres Nauplius, comme celui du *Lepas fascicularis*, l'articulation est bien marquée. Chez le *Lepas fascicularis*, le premier Nauplius libre est enveloppé dans un tégument larvaire qui est rejeté au bout de quelques heures. Les Nauplius de tous les Thoraciques subissent un grand nombre de mues avant que le nombre de leurs appendices augmente ou que la segmentation du corps n'apparaisse. Pendant ces mues, ils augmentent de dimension et la partie postérieure du corps, la future région thoracique et abdominale devient relativement plus longue. Il apparaît aussi sur les côtés de l'œil impair, deux corps coniques qui correspondent aux organes sensoriels frontaux des Phyllopodes. Pendant leur développement les différentes larves subissent des transformations de degré très variable.

Chez le *Balanus* les transformations consistent pour la plus grande partie dans la segmentation complète des appendices, l'extension et la plus grande distinction de bouclier dorsal qui forme une plaque triangulaire un peu obtuse, très large en avant, avec les cornes antérieures très longues et deux courtes épines postérieures. La queue s'étire aussi en une longue épine.

Chez le *Lepas fascicularis* les changements dans l'aspect du Nauplius sont très considérables à cause du grand développement des épines de son bouclier qui, jointes à sa taille énorme, en font une forme très remarquable. Dohrn (n° 520), qui a été le premier à la décrire, l'a appelé *Archizoœa gigas*.

Le bouclier dorsal du Nauplius du *Lepas fascicularis* (fig. 250) est un peu hexagonal, et sur le milieu de la face dorsale se développe une épine extrêmement longue (*d. sp*) semblable à l'épine dorsale d'une Zoé. L'extrémité postérieure du bouclier se continue aussi en une longue épine caudale (*c. sp*) entre laquelle et l'épine dorsale sont quelques appendices en forme de plumes. De son bord naissent outre les cornes frontales primitives trois paires principales de cornes, une paire antérieure, une latérale et une postérieure et en outre des cornes plus petites. Toutes ces saillies, à l'exception des épines dorsale et postérieure, sont creuses et perforées à leur extrémité et comme les cornes frontales primitives renferment les canaux de glandes situées sous le bouclier. A la face inférieure de la larve est situé l'œil impair (*oc*) de chaque côté duquel s'insèrent les organes sensoriels frontaux bi-articulés. Immédiatement en arrière d'eux est l'énorme lèvre supérieure (*lb*) qui recouvre la bouche (1). Sur les côtés de la lèvre sont les trois paires d'appendices du

(1) Willemoes-Suhm (n° 530) dit que la bouche est située à l'extrémité libre de la

Nauplius qui sont très caractéristiques, mais ne présentent pas de particularités importantes. En arrière le corps se continue en un long processus ventral spiniforme (*Vp*) homologue à celui des autres Nauplius plus normaux. A la base de ce processus apparaissent dans les mues successives de grandes épines mobiles paires qui finissent par être au nombre de six paires. Ces épines donnent à la région dans laquelle elles sont situées un aspect segmenté, c'est peut-être à des formations semblables qu'est due l'apparence de segmentation des figures de Spence Bate. L'anus est situé sur le côté dorsal de cet appendice ventral et entre lui et l'épine caudale du bouclier. Le fait que l'anus occupe cette position paraît indiquer que l'appendice ventral est homologue à la fourche caudale des Copépodes sur le côté dorsal de laquelle l'anus s'ouvre si souvent (1).

De l'état de Nauplius, la larve passe en une seule mue à un état absolument différent appelé stade Cypris. Pendant les dernières mues du Nauplius, cependant sont apparus en quelque sorte pour préparer ce stade des rudiments de plusieurs nouveaux organes qui sont plus ou moins développés dans les différents types. En premier lieu, un œil composé se forme de chaque côté de l'œil médian. Secondement, il apparaît en arrière des mandibules une quatrième paire d'appendices, la première paire de mâchoires, et en dedans de celles-ci, une paire de petites saillies, qui sont peut-être équivalentes à la seconde paire de mâchoires et donnent naissance à la troisième paire de pièces buccales de l'adulte (appelée quelquefois lèvre inférieure).

En arrière de ces appendices sont en outre formés les rudiments des six paires de pieds. Sous la cuticule de la première paire d'antennes, on peut voir immédiatement avant la dernière mue, les antennes quadriarticulées du stade Cypris, avec le rudiment d'un disque sur le second article, par lequel la larve devra se fixer.

Avec le passage de la larve au stade Cypris libre, une métamorphose très complète est effectuée. Les yeux médian et pairs existent comme auparavant, mais le bouclier dorsal est devenu une coquille bivalve, dont les deux valves sont réunies sur leurs bords dorsal, antérieur et postérieur. Les deux valves sont en outre maintenues en place, par un muscle adducteur situé immédiatement au-dessous de la bouche. Des restes des cornes latérales persistent encore. Les antennes antérieures ont subi la métamorphose déjà indiquée ; elles sont quadriarticulées, les deux articles basilaires, étant allongés et le second article pourvu d'un disque adhésif, au centre duquel est l'orifice du canal de la glande dite

lèvre supérieure et que l'œsophage la traverse. D'après l'examen de quelques spécimens de ce Nauplius que je dois à Moseley, je suis porté à croire que c'est là une erreur et qu'un sillon de la surface de la lèvre supérieure a été pris par Suhm pour l'œsophage.

(1) L'extrême développement des épines du *Lepas fascicularis* doit probablement s'expliquer comme une adaptation secondaire protectrice et n'a pas de connexion génétique avec l'armature assez semblable de la Zoé.

antennaire ou cémentaire qui est une masse granuleuse située du côté ventral de la région antérieure du corps. La glande apparaît (Villemœs-Suhm), pendant le stade Nauplius dans la grande lèvre supérieure. Les deux articles distaux des antennes sont courts et le dernier est pourvu de poils olfactifs. La lèvre supérieure démesurée, la seconde paire d'antennes et les mandibules ont disparu, mais une petite papille formant le commencement des mandibules de l'adulte se développe, peut-être à la base des mandibules du Nauplius. La première paire de mâchoires s'est transformée en petites papilles ; et la seconde paire persiste probablement. Les six paires postérieures d'appendices se sont développées en pattes natatoires biramées fonctionnelles qui peuvent faire saillie en dehors de la coquille et servent à la locomotion de la larve. Elles sont composées de deux articles basilaires et de deux branches portant des soies natatoires, bi-articulées l'une et l'autre. Ces pattes ressemblent à celles des Copépodes, et fournissent le principal argument de Claus et des autres auteurs qui considèrent les Cirripèdes et les Copépodes comme très voisins. Claus les considère comme représentant les cinq paires de pattes natatoires des Copépodes, et les appendices génitaux du segment qui leur fait suite. Entre les pattes natatoires, sont de délicates lamelles chitineuses dans les intervalles desquelles se développent les pieds cirriformes de l'adulte. L'appendice épineux ventral du stade Nauplius est considérablement réduit quoique d'ordinaire tri-articulé ; il disparaît complètement après la fixation de la larve.

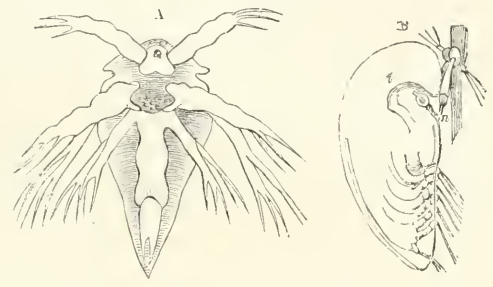


Fig. 251. — Formes larvaires des Thoraciques (emprunté à Huxley) (*).

Outre la glande antennaire, il existe du côté dorsal du corps, au-dessus des pattes natatoires, une masse glandulaire paire particulière dont l'origine n'a pas été bien éclaircie, mais qui est peut-être équivalente à la glande du test des Entomostracés. Elle fournit probablement des éléments à la coquille dans les stades plus avancés (1).

Le stade Cypris libre n'est pas de longue durée, et la larve à cet état

(1) Il y a beaucoup de confusion à propos de la glande du test et de la glande antennaire. J'ai suivi la description de Willemoes-Suhm. Claus cependant regarde ce que j'ai appelé la glande antennaire comme la glande du test et dit qu'elle ne s'ouvre que tardivement dans les antennes. Il ne décrit pas clairement son orifice ni l'organe que j'ai appelés la glande du test.

(*) A, Nauplius du *Balanus balanoïdes* (d'après Sp. Bate). — B, stade de pupe du *Lepas australis* (d'après Darwin).
n, apodèmes antennaires. — *t*, glande antennaire avec conduit débouchant dans l'antenne.

ne prend pas de nourriture. Il fait place à un stade, appelé stade de pupe (fig. 251, B), dans lequel la larve se fixe, tandis que, au-dessous du tégument larvaire, se développent les organes de l'adulte. Ce stade mérite bien son nom, puisque c'est un stade de repos pendant lequel il n'est pas pris d'aliments. La fixation se fait par la ventouse des antennes, et la glande cémentaire (*t*) fournit la substance agglutinative à l'aide de laquelle elle s'effectue. Alors commence la métamorphose régressive d'un grand nombre d'organes en même temps que procède la formation des nouveaux organes de l'adulte. Les yeux disparaissent peu à peu, mais l'œil nauplien persiste quoique à un état rudimentaire, et les articles terminaux des antennes, avec leurs poils olfactifs, sont rejetés. La coquille bivalve tombe dans une mue, à peu près en même temps que les yeux, la peau qu'elle recouvre persiste et constitue le manteau. Le processus caudal s'atrophie. Au-dessous des pattes natatoires et entre les lamelles chitineuses déjà mentionnées, se forment les pieds cirriformes; et lorsque leur formation est achevée, les pattes natatoires sont rejetées, et remplacées par les pattes permanentes. Chez les Lépadidés, où la métamorphose au stade de pupe a été le plus complètement étudiée, la partie antérieure du corps avec les antennes, s'étend peu à peu en un pédoncule allongé dans lequel pénètrent les ovaires qui se sont formés pendant le stade Cypris. A la base du pédoncule est la bouche saillante dont les appendices atteignent bientôt un développement plus élevé qu'au stade Cypris; à sa partie antérieure se forme une grande lèvre supérieure. Au-dessus du manteau et entre lui et la coquille, se développent chez les Lépadidés, les valves provisoires de la coquille. Ces valves sont chitineuses, et ont une structure fenestrée, due à ce que la chitine se dépose autour du bord des différentes cellules épidermiques (hypodermiques). Ces valves chez les Lépadidés « représentent dans leur forme, leur dimension et la direction de leur accroissement, les valves conchiformes qui se formeront au-dessous et autour d'eux ». (Darwin, n° 519, p. 129.)

Quel que puisse être chez l'adulte le nombre des valves, il n'y a pas plus de cinq valves provisoires, savoir les deux scuta, les deux terga et la carina. Elles sont relativement beaucoup plus petites que les valves permanentes et sont par conséquent séparées par des intervalles membraneux considérables. Elles persistent souvent longtemps sur les valves calcaires permanentes. Chez les Balanides, les valves embryonnaires sont membraneuses et ne chevauchent pas, mais ne présentent pas la structure fenestrée particulière des valves primordiales des Lépadides.

La chute du tégument de la pupe et la conversion de la pupe en adulte sont accompagnées d'un remarquable changement de position. La pupe a le côté ventral parallèle et adjacent à la surface de l'objet sur lequel elle est fixée, tandis que le grand axe du corps du jeune Cirri-

pède est presque à angle droit avec la surface de fixation. Ce changement est en rapport avec la mue des apodèmes antennaires (*n*), qui laissent une encoche profonde à la face ventrale, en arrière du pédoncule. Le tégument chitineux du Cirripède suit cette encoche, mais se redresse avec la mue du tégument de la pupe, la partie postérieure de la larve se recourbant vers la région dorsale. C'est cette flexion qui détermine le changement de position de la larve.

Outre la remarquable métamorphose extérieure subie pendant le stade de pupe, une série de changements internes non moins considérables ont lieu tels que l'atrophie des muscles des antennes, un changement de position de l'estomac, etc.

Abdominaux. — Chez les Alcippides la larve sort de l'œuf à l'état de Nauplius et ce stade est suivi par un stade de pupe ressemblant beaucoup à celui des Thoraciques. Il y a six paires de pattes thoraciques natatoires (Darwin, n° 519). La première et les trois dernières persistent seules chez l'adulte, la première se recourbant en avant pour se mettre en rapport avec la bouche. Le corps conserve en outre en partie sa segmentation et le manteau ne sécrète pas de valves calcaires.

Le très remarquable genre *Cryptophialus* dont le développement est décrit par Darwin (n° 519) dans son mémoire classique, n'a pas de stade Nauplius libre. L'embryon est d'abord ovoïde, mais acquiert bientôt deux appendices antérieurs probablement la première paire d'antennes et une protubérance postérieure, l'abdomen. A un stade plus avancé, la protubérance abdominale disparaît et les saillies antennaires dans lesquelles les véritables antennes sont alors visibles, sont reportées vers la face ventrale. Puis la larve passe au stade Cypris, pendant lequel elle vit en liberté dans la cavité du manteau de son parent. Elle est enveloppée dans une coquille bivalve et les antennes ont la structure normale chez les Cirripèdes. Il n'y a pas d'autres appendices véritables, mais en arrière, trois paires de soies sont attachées à un abdomen rudimentaire. Il existe des yeux composés pairs. Pendant le stade de pupe qui suit, la larve se transforme en adulte, mais la métamorphose n'a pas été suivie en détail.

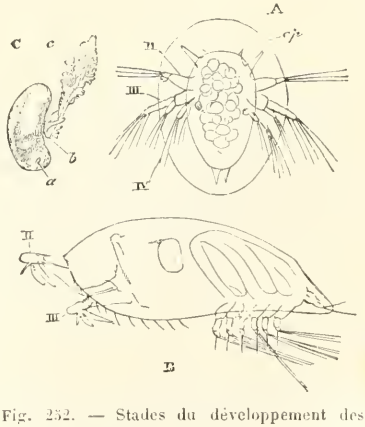


Fig. 252. — Stades du développement des Rhizocéphales (empruuté à Huxley d'après Fritz Müller) (*).

Chez le *Kochlorine*, forme découverte par Noll (n° 526) et très voisine du *Cryptophialus*, les larves trouvées dans le manteau paraissent représenter

(*) A, Nauplius de la *Sacculina purpurea*. — B, stade Cypris du *Lernæodiscus porcellanæ*. — C, *Peltogaster paguri*, adulte.

II, III, IV. Les deux paires d'antennes et les mandibules. — *cp*, carapace. — *a*, extrémité antérieure du corps. — *b*, orifice génital. — *c*, appendices radiciformes.

deux stades larvaires semblables à deux des stades larvaires décrits par Darwin.

Rhizocéphales. — Les Rhizocéphales, comme on pouvait le prévoir d'après leur parenté intime avec l'*Anelasma squalicola* parmi les Thoraciques, subissent un développement qui diffère beaucoup moins de celui des Thoraciques que celui du *Cryptophialus* et du *Kochlorine*.

La Sacculine sort de l'œuf à l'état de Nauplius (fig. 252, A) différant du type ordinaire surtout par le grand développement de son bouclier dorsal ovale (*ep*) qui surplombe de beaucoup le bord du corps, mais porte les cornes sternales typiques, etc., et par l'absence de bouche. Les stades Cypris et pupe de la Sacculine et des autres Rhizocéphales (fig. 252, B) sont très semblables à ceux des Thoraciques, mais les yeux pairs font défaut. La fixation a lieu de la manière ordinaire, mais la suite de la métamorphose aboutit à la disparition des appendices thoraciques et en général à des changements régressifs (1).

OSTRACODES.

Nos connaissances sur le développement de ce groupe remarquable sont entièrement dues aux recherches de Claus.

Quelques formes de *Cythere* sont vivipares et dans les formes marines qui constituent le genre *Cypridina* l'embryon se développe dans les valves de la coquille. Le *Cypris* fixe ses œufs aux plantes aquatiques; ses larves sont libres et leur développement est assez compliqué. Le développement tout entier s'achève en neuf mues dont chacune est accompagnée par des changements plus ou moins importants dans la constitution de la larve.

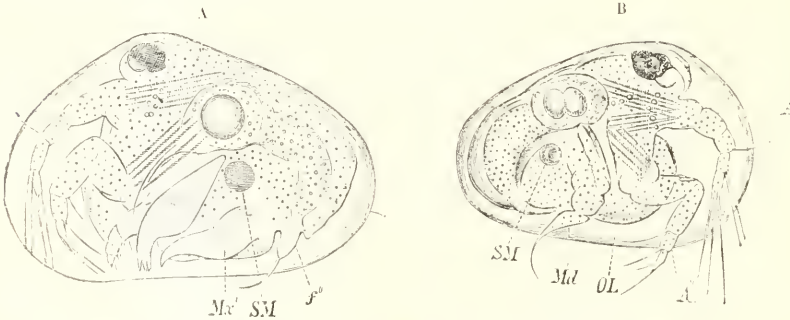


Fig. 253. — Deux stades du développement du *Cypris* (emprunté à Clauss) (*).

Au premier stade libre, la larve a les caractères d'un véritable Nauplius à trois paires d'appendices (fig. 253, A). Le Nauplius présente cependant une ou deux particularités secondaires très marquées. En premier lieu, il est com-

(1) **Rhizothoracidés.** — Le *Laura Gerardiæ*, pour lequel M. de Lacaze-Duthiers a créé le groupe des Rhizothoracidés, sort de l'œuf à l'état de Nauplius typique avec un grand rostre (lèvre supérieure ?) qui s'étend jusque près de l'extrémité anale (DE LACAZE-DUTHIERS, *Arch. de zoolog. exp.*, VIII, 1879) (*Trad.*).

(* A, premier stade (Nauplius). — B, deuxième stade.
A', A'', première et deuxième paire d'antennes. — *Md*, mandibules. — *OL*, labre. — *Mx'*, première paire de mâchoire. — *f''*, première paire de pattes. — *SM*, muscle adducteur des valves.

plètement enveloppé dans une coquille bivalve complète, ne différant de la coquille de l'adulte que sur des points non essentiels; il existe un muscle adducteur de la coquille (*S. M*). Puis, le second et le troisième appendices, bien que servant à la locomotion, ne sont ni l'un ni l'autre biramés, et le troisième porte déjà un rudiment de la future lame mandibulaire et se termine par une soie en forme de crochet dirigée en avant. La première paire d'antennes est en outre très semblable à la seconde et sert à la progression. Ni l'une ni l'autre des paires d'antennes ne subit des modifications considérables dans les métamorphoses suivantes. Le Nauplius possède un seul œil médian, comme chez le *Cypris* adulte et un tube digestif complètement développé.

Le deuxième stade (fig. 253, B) commence avec la première mue et est surtout caractérisé par l'apparition de deux nouvelles paires d'appendices, la première paire de mâchoires et la première paire de pattes, la seconde paire de mâchoires ne se développant que plus tard. La première paire (*Mx'*) a la forme de lames foliacées, recourbées, plus ou moins semblables aux appendices des Phyllopodes, mais ne présentant pas d'exopodite à ce stade.

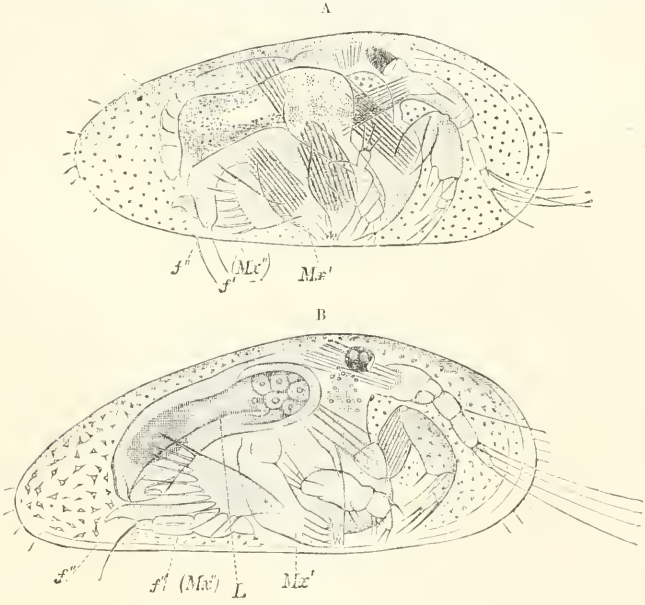


Fig. 254. — Stades du développement du *Cypris* (emprunté à Claus) (*).

La première paire de pattes (*f''*) se termine par une griffe recourbée et sert à l'animal à se fixer. A ce stade les mandibules portent des lames complètement développées et ont en fait atteint leur forme adulte consistant en une forte lame dentelée et un palpe quadri-articulé.

Pendant le troisième et le quatrième stades, les mâchoires de la première paire acquièrent leur plaque branchiale pectinée (épipodite) et quatre lames; et au

(*) A, quatrième stade. — B, cinquième stade.
Mx', première paire de mâchoires. — *Mx''*, deuxième paire de mâchoires. — *f''*, première paire de pattes. — *L*, foie.

quatrième stade (fig. 254, A), la seconde paire de mâchoires (mx'') apparaît comme une paire de plaques recourbées semblables à la première paire à sa première apparition. La bifurcation de la queue est indiquée au quatrième stade par deux soies. Au cinquième stade (fig. 254, B) le nombre des articles de la première paire d'antennes augmente et les mâchoires postérieures développent une lame et deviennent des appendices ambulatoires quadri-articulés terminés en crochet. La fourche caudale devient plus distincte.

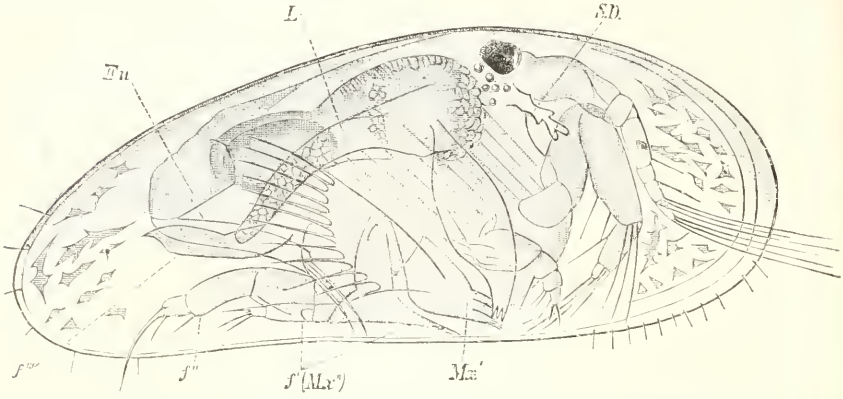


Fig. 253. - Sixième stade du développement du *Cypris* (emprunté à Claus) (*).

Au sixième stade (fig. 253) se forme la seconde et dernière paire de pattes (f'') et les mâchoires de la seconde paire perdent leur rôle ambulatoire pour se transformer en appendices masticateurs définitifs par la réduction de leurs palpes et l'accroissement de leurs lames tranchantes. Au septième stade, les appendices ont à peu près atteint leur forme permanente; la seconde paire de mâchoires a acquis de petites plaques branchiales et les deux pattes suivantes sont devenues articulées. Au huitième et au neuvième stade, les organes génitaux atteignent leur forme définitive.

La larve de *Cythere* au moment de la naissance possède des rudiments de tous les membres, mais le palpe mandibulaire fonctionne encore comme un membre et les trois pattes (la seconde paire de mâchoires et les deux appendices suivants) sont très rudimentaires.

Les larves de *Cypridina* à l'éclosion ressemblent sous tous les rapports à l'adulte.

Phylogénie des Crustacés.

L'ouvrage classique de Fritz Müller (n° 432) sur la phylogénie des Crustacés a donné une grande importance à l'étude de leurs formes larvaires et les interprétations qu'il a proposées de ces formes ont été l'objet de nombreuses critiques et de discussions considérables. Un grand pas en avant dans cette discussion a été récemment fait par Claus (n° 448).

(*) Mx', première paire de mâchoires. — Mx'' f', deuxième paire de mâchoires. — f',f'', première et deuxième paires de pattes. — *Fu*, Queue bifurquée. — *L*, Foie. — *SD*, glande du test.

La question la plus fondamentale est la signification du Nauplius. Le Nauplius est-il, comme le croient Fritz Müller et Claus, la forme ancestrale des Crustacés, ou bien ses particularités et son occurrence constante sont-elles dues à quelque autre cause? L'explication la plus plausible dans la seconde hypothèse semblerait être la suivante. Les segments des Arthropodes et des Annélides avec leurs appendices se forment normalement d'avant en arrière, et par conséquent chaque représentant de ces deux groupes qui possède plus de trois segments doit néccessairement passer par un stade où il n'y a que *trois segments*, et le fait que dans un groupe particulier ce stade est souvent atteint lorsque la larve éclôt n'est pas en lui-même une preuve que l'ancêtre de ce groupe n'avait que trois segments avec leurs appendices. Cette explication me paraît, dans ces limites, très acceptable; mais si elle nous délivre de la nécessité de supposer que les Crustacés primitifs n'avaient que trois paires d'appendices, elle n'explique pas plusieurs autres particularités du Nauplius (1) dont les plus importantes sont les suivantes:

1° Les mandibules en forme de pattes natatoires biramées et ne portant pas de lame tranchante;

2° La seconde paire d'antennes représentée par des pattes natatoires biramées portant un crochet qui sert dans la mastication et innervées (?) par le ganglion sous-œsophagien;

3° L'absence de segmentation dans le corps du Nauplius, absence d'autant plus frappante qu'avant que ce stade ne soit atteint, l'embryon est souvent divisé en trois segments comme chez les Copépodes et les Cirripèdes;

4° L'absence du cœur;

5° La présence d'un œil médian unique comme seul organe de vision.

De ces points, le premier, le second et le cinquième ne paraissent pouvoir s'expliquer que par la phylogénie, tandis que, pour ce qui est de l'absence de cœur, il paraît très improbable que les crustacés ancestraux aient été dépourvus d'organe central de la circulation. Si ces propositions sont acceptées, il semble devoir en résulter que le Nauplius est, dans un certain sens, une forme ancestrale, mais que, si l'ancêtre avait sans aucun doute ses trois paires antérieures d'appendices semblables à celles des Nauplius existants, son corps pouvait être segmenté en arrière et pourvu de simples appendices biramés. Il a pu exister aussi un cœur et un bouclier céphalo-thoracique, bien que la présence du dernier soit peut-être douteuse. Il y avait sans aucun doute un œil médian simple, mais il est difficile de décider s'il existait ou non une paire d'yeux composés. La queue se terminait par une fourche, entre les branches de laquelle s'ouvrait l'anus, et la bouche était protégée par une grande lèvre supérieure. En réalité, il peut se faire très probablement que les Crustacés primitifs ressemblassent plus à une larve d'Apus, à la mue qui précède immédiatement le moment où les appendices perdent leurs caractères naupliens (fig. 226, B), ou à une larve de Cyclope immédiatement avant le stade Cyclope (fig. 248) qu'au plus jeune Nauplius de l'une ou l'autre de ces formes.

Si l'on admet l'existence de l'ancêtre Nauplius ainsi reconstitué, la première question à se poser dans la phylogénie des Crustacés est celle des relations des divers phylums avec le Nauplius. Les différents phylums descendent-ils

(1) Pour les caractères du Nauplius (voy. p. 215).

directement du Nauplius, ou se sont-ils détachés à une période postérieure d'une tige centrale? Il n'est guère possible de donner actuellement une réponse complète et satisfaisante à cette question qui demande à être traitée pour chaque phylum en particulier; mais nous sommes probablement en droit d'admettre que les Phyllopodes actuels appartiennent à un groupe qui a été autrefois beaucoup plus considérable, et qui est le plus central de tous les groupes de Crustacés, c'est lui qui conserve le plus, par la forme de la deuxième paire d'antennes, etc., les caractères du Nauplius. Cette opinion est partagée à la fois par Claus et par Dohrn, et paraît être d'accord avec tous les faits que nous possédons, soit paléontologiques, soit morphologiques. Claus pousse même cette vue plus loin et croit que les derniers stades naupliens des divers groupes d'Entomostracés et des Malacostracés (larves de *Penæus*) montrent des affinités non douteuses avec les Phyllopodes. Il réclame, par conséquent, l'existence d'une forme primitive Protophyllopode qui correspondrait de très près avec le Nauplius, tel qu'il a été reconstruit plus haut, forme dont il pense que tous les groupes de Crustacés se sont détachés en divergeant.

Ce serait dépasser le cadre de cet ouvrage que d'essayer de résoudre toutes les difficultés qui s'élèvent à propos de l'origine et de la parenté des différents phylums, aussi je me bornerai à quelques suggestions qui ressortent de l'histoire du développement exposée dans les pages précédentes.

Malacostracés. — En essayant de reconstituer avec les faits que nous possédons l'histoire ancestrale des Malacostracés, nous pouvons laisser de côté l'histoire larvaire de tous les types qui sortent de l'œuf presque avec la forme adulte, et porter seulement notre attention sur les types dont l'histoire larvaire est le plus complètement conservée.

Trois formes ont une valeur particulière sous ce rapport: l'*Euphausia*, le *Penæus* et la Squille. De l'histoire de ces formes qui a été exposée plus haut, il résulte que dans le cas des Décapodes, on peut reconnaître quatre stades (Claus) dans les histoires larvaires le plus complètement préservées.

1° Un stade Nauplius avec les caractères naupliens ordinaires;

2° Un stade Protozoæa dans lequel les mâchoires et la première paire de pattes-mâchoires sont formées en arrière des appendices naupliens, mais où la queue est encore non segmentée. Ce stade n'est conservé que dans des cas relativement rares, et il n'est d'ordinaire pas très distinct;

3° Un stade Zoé dont les principaux caractères ont déjà été complètement exposés (voy. p. 436). Claus reconnaît trois types de Zoé plus ou moins distincts. (*a*) Celui du *Penæus* dans lequel les appendices jusqu'à la troisième paire de pattes-mâchoires sont formés, et le thorax et l'abdomen segmentés, le premier étant cependant très court. Le cœur est ovale et présente une seule paire de boutonnières. Claus pense que les autres types de Zoé des Décapodes dérivent de celui-ci. (*b*) Celui de l'*Euphausia* avec une seule paire de pattes-mâchoires courtes et semblables à celles des Phyllopodes. Le cœur est ovale avec une seule paire de boutonnières. (*c*) Celui de la Squille avec un cœur allongé divisé en nombreuses chambres, deux paires de pattes-mâchoires et les appendices abdominaux complètement actifs.

4° Un stade Mysis qui ne se rencontre que chez les larves des Décapodes macroures.

Les questions embryologiques à résoudre se rapportent à la valeur de ces stades. Représentent-ils des stades de l'évolution réelle des types actuels, ou leurs caractères ont-ils été acquis d'une manière secondaire dans la vie larvaire?

Pour ce qui est du premier stade, cette question a déjà été discutée, et nous sommes arrivés à la conclusion que le Nauplius représente, sous une forme très modifiée, un type ancestral. Quant au quatrième stade, on ne peut guère douter qu'il ne soit aussi ancestral, considérant qu'il est presque la répétition d'une forme actuellement existante.

Le second stade peut évidemment être regardé comme une préparation embryonnaire au troisième ; c'est sur ce troisième que repose la grande difficulté.

L'opinion naturelle est que ce stade, comme les autres, a une valeur ancestrale, et cette opinion a été originellement mise en avant par Fritz Müller, et a été également défendue par Dohrn. D'un autre côté, l'opinion contraire a été soutenue par Claus qui a discuté longuement et avec habileté la question, il a montré nettement que quelques-unes des positions de Fritz Müller sont intenables. Quelle que soit la grande valeur de l'opinion de Claus, on peut peut-être faire une réponse à quelques-unes de ses objections. Pour expliquer l'opinion adoptée ici, il faut d'abord exposer les principaux arguments que Claus oppose à l'opinion de Fritz Müller.

La première question à résoudre est si les Malacostracés se sont détachés de la racine nauplienne de très bonne heure, ou, à une période plus tardive de l'histoire des Crustacés, de la tige phyllopodienne. Sur cette question, Claus (1) apporte des arguments qui me paraissent concluants pour montrer que les Malacostracés sont dérivés d'un type Protophyllopode récent, et son opinion sur ce point est également partagée par Dohrn. Les Phyllopodes présentent tant de caractères étrangers au Nauplius qui leur sont communs avec les Malacostracés ou leurs formes larvaires, qu'il n'est pas possible de croire que tous ces caractères aient eu une origine indépendante dans les deux groupes. Les plus importants de ces caractères sont les suivants :

1° Les yeux composés si souvent pédonculés dans les deux groupes ;

2° L'absence de palpe à la mandibule, caractère très net des Zoés aussi bien que des Phyllopodes ;

3° La présence d'une paire de papilles sensorielles frontales ;

4° Le caractère Phyllopode d'un grand nombre d'appendices (Cf. première paire de pattes-mâchoires de la Zoé de l'*Euphausia*) ;

5° La présence de poches branchiales (épipodites sur un grand nombre d'appendices (2).

(1) Claus parle des divers phylums des Crustacés comme s'étant détachés d'une forme Protophyllopode et on pourrait supposer qu'il les considère comme ayant tous divergé de la même forme. Il ressort cependant du contexte qu'il regarde le type Protophyllopode d'où les Malacostracés ont tiré leur origine, comme beaucoup plus rapproché des Phyllopodes actuels que celui d'où proviennent les Entomostracés. Il n'est pas aisé de se faire une idée précise de son attitude dans la question puisqu'il dit (p. 77) que les Malacostracés et les Copépodes ont divergé d'une forme semblable qui est représentée dans leurs développements respectifs par le stade Protozoæa et le plus jeune stade Cyclope. Encore, si je le comprends bien, il ne considère pas le stade Protozoæa comme le stade Protophyllopode dont dérivent les Malacostracés, mais dit à la page 71 que ce n'est pas du tout une forme ancestrale.

(2) Claus paraît regarder comme douteux que les branchies des Malacostracés puissent être comparées aux poches branchiales des Phyllopodes.

Outre ces points auxquels on en pourrait ajouter d'autres, Claus essaye de montrer que la *Nebalia* doit être regardée comme un type intermédiaire entre les Phyllopodes et les Malacostracés. Cette vue semble bien établie, et si elle est vraie est probante pour l'origine phyllopodienne des Malacostracés. Si l'on admet l'origine protophyllopodienne des Malacostracés, il semble évident que les formes ancestrales des Malacostracés ont dû développer leurs segments régulièrement d'avant en arrière, et porter des appendices presque semblables sur tous les segments. Il est cependant loin d'en être ainsi chez les Malacostracés actuels, et Fritz Müller commence un résumé des caractères de la Zoé par ces mots (1) : « La partie moyenne du corps avec ses appendices, les cinq paires de pattes auxquelles ces animaux doivent leur nom, manque complètement ou est à peine indiquée. » Il regarde cette disposition comme un caractère ancestral des Malacostracés, et pense que leur thorax doit être regardé comme une acquisition plus tardive que la tête et l'abdomen. La réponse de Claus sur ce point est que, dans les Zoés les plus primitives, celles déjà prises pour types, les segments thoraciques et abdominaux se développent en succession régulière d'avant en arrière, et il en conclut que le développement tardif du thorax dans la plupart des formes de Zoés est secondaire et n'est pas une particularité phyllopodienne ancestrale.

Tel est le principal argument opposé par Claus à la signification ancestrale de la Zoé. Son opinion sur la signification de la Zoé ressort du passage suivant. Après avoir affirmé qu'aucun des types existants de Zoé n'a pu être un animal adulte, il dit : « Il est bien plus probable que le processus d'altération de la métamorphose que le phylum des Malacostracés a subi dans le cours du temps, avec la divergence des derniers groupes des Malacostracés, a conduit d'une manière secondaire aux trois formes différentes de Zoés auxquelles de nouvelles modifications plus tardives ont encore été apportées comme, par exemple, dans la forme jeune des Cumacés. Il y aurait autant de justesse à conclure que les Insectes adultes ont existé comme chenilles ou comme pupes qu'à admettre que la forme primitive des Malacostracés a été une Protozoæa ou une Zoé. »

Tout en accordant à Claus deux points principaux, à savoir que les Malacostracés sont dérivés des Protophyllopodes et que les segments chez les formes ancestrales primitives se développaient d'avant en arrière, il ne paraît pas impossible qu'il ait existé une forme ancestrale secondaire et plus récente avec thorax réduit. Cette réduction peut avoir été seulement partielle, de sorte que l'ancêtre Zoé aurait eu la forme suivante. Un grand céphalothorax et une queue très développée (?) avec des appendices natatoires. Les appendices, jusqu'à la seconde paire de pattes-mâchoires bien développés, mais le thorax très imparfait et pourvu seulement d'appendices foliacés délicats ne dépassant pas le bord du bouclier céphalo-thoracique.

Une autre hypothèse en faveur de laquelle il y a peut-être encore plus à dire, est qu'il y a eu un véritable stade Zoé ancestral dans lequel les appendices thoraciques étaient complètement avortés. Claus soutient que la forme Zoé à thorax avorté est seulement une forme larvaire, mais il admettrait probablement que ses caractères larvaires ont été acquis pour permettre à la larve

(1) *Für Darwin*, trad. angl. *Facts for Darwin*, p. 49.

de nager plus facilement. Cela admis, il n'est pas aisé de voir comment un membre réel de la série ancestrale des Crustacés n'aurait pas développé les particularités de la Zoé lorsque la vie limicole des ancêtres Phyllopodes a été remplacée par la vie pélagique. Cette vue qui implique la supposition que les cinq ou six) y compris les troisièmes pattes-mâchoires) appendices thoraciques ont disparu chez l'adulte (car on peut supposer qu'ils ont été conservés chez la larve) pendant une série de générations, et ont reparu à l'état adulte à une période postérieure, peut, à première vue, paraître très improbable, mais il y a, spécialement dans l'histoire des Stomatopodes, quelques faits actuels qui reçoivent leur explication la plus plausible dans cette hypothèse.

Ces faits consistent dans la perte réelle d'appendices pendant le développement et leur réapparition postérieure. Les deux cas les plus frappants sont les suivants :

1° Dans la forme Erichthus de la larve de Squille, les appendices correspondant à la troisième paire de pattes-mâchoires et aux deux premières paires de pattes ambulatoires des Décapodes se développent au stade Protozoœa, mais avortent complètement au stade Zoé et se développent plus tard.

2° Dans le cas de la larve de *Sergestes*, dans le passage du stade Acanthosoma (Mysis) au stade Mastigopus les deux appendices thoraciques postérieurs s'atrophient pour se redévelopper plus tard.

Ces deux cas s'accordent évidemment bien avec l'hypothèse de l'existence réelle dans l'histoire des Malacostracés d'une période où les ancêtres des formes actuelles n'avaient pas les appendices qui ont avorté et se sont redéveloppés dans ces formes larvaires. L'hypothèse de Claus n'explique pas ces cas remarquables.

Il est cependant toujours possible de soutenir que la perte et la réapparition des appendices dans ces cas peut n'avoir pas de signification ancestrale; et l'avortement de la première paire de pattes-mâchoires et la réduction de quelques-uns des autres appendices chez les Cuirassés est en faveur de cette explication. Des exemples semblables de l'avortement et de la réapparition d'appendices qui ne peuvent s'expliquer de la manière tentée plus haut sont fournis par les Acariens et aussi par les Insectes (Abeille).

D'un autre côté, on trouve presque une preuve concluante de ce que la perte des appendices chez le *Sergestes* a réellement la signification qui lui est attribuée en ce que dans un genre voisin, le genre *Leucifer*, les deux appendices en question manquent réellement chez l'adulte de sorte que le stade où ces appendices sont absents est conservé d'une manière permanente dans une forme adulte. Dans l'absence du palpe mandibulaire chez toutes les formes de Zoés, son atrophie effective chez la Zoé du *Penæus* et sa réapparition universelle chez les Malacostracés adultes on trouve encore des faits favorables à cette explication. Le palpe mandibulaire est absent d'une manière permanente chez les Phyllopodes ce qui prouve avec évidence que son absence au stade Zoé est due à la persistance d'un caractère ancestral et que sa réapparition chez les formes adultes a été un phénomène tardif dans l'histoire des Malacostracés.

La plus grande difficulté qui s'élève contre cette hypothèse est évidemment le développement à nouveau des pattes thoraciques après leur disparition pendant un certain nombre de générations. La possibilité d'une telle occur-

rence me paraît cependant bien démontrée par le cas du palpe mandibulaire qui incontestablement a été réacquis par les Malacostracés et par le cas qui vient d'être mentionné des deux derniers appendices thoraciques du *Sergestes*. Cette difficulté peut être diminuée en supposant que les larves des ancêtres zoéens ont toujours développé les appendices en question. Ces appendices ont pu d'abord s'atrophier partiellement dans une forme particulière de Zoé, puis peu à peu redevenir fonctionnels ; de sorte qu'une forme à membres thoraciques fonctionnels étant venue à dériver de la Zoé, nous devons trouver dans l'histoire larvaire de cette forme que les membres sont développés aux stades pré-zoéens de la larve, s'atrophient partiellement au stade Zoé et se redéloppent chez l'adulte. De cette condition, il ne serait pas difficile de passer à une autre dans laquelle le développement des membres thoraciques serait remis jusqu'après le stade Zoé.

Les arguments généraux en faveur de l'existence réelle dans le passé d'un ancêtre zoéen avec appendices thoraciques partiellement ou complètement avortés, me paraissent très puissants. Dans tous les groupes de Malacostracés où la larve sort de l'œuf à un état imparfait, on rencontre un stade Zoé. Que les formes de Zoé présentent des différences considérables, on pouvait le prévoir, étant donné qu'elles mènent une existence libre et sont soumises à l'action de la sélection naturelle, et il est probable qu'aucune des formes actuellement existantes ne ressemble beaucoup à la forme ancestrale. Les épines de leur carapace qui sont si variables ont probablement été originellement développées, selon la suggestion de Fritz Müller comme un moyen de défense. La simplicité du cœur, si différent de celui des Phyllopodes, chez la plupart des formes de Zoés est une difficulté, mais la réduction de la longueur du cœur peut très probablement être une modification secondaire, la condition primitive étant conservée dans la Zoé de la Squille. Dans tous les cas, cette difficulté n'est pas plus grande dans l'hypothèse de la signification ancestrale de la forme Zoé que dans celle qui en fait une forme purement larvaire.

Les traits communs dans le nombre et le caractère des appendices, la forme de l'abdomen, etc., entre les divers types de Zoé, me paraissent trop frappants pour être expliqués comme Claus a essayé de le faire. Il ne paraît pas probable qu'une particularité de forme acquise par la larve de quelque ancêtre des Malacostracés ait été conservée d'une manière si permanente dans tant de groupes (1), plus permanente même que des formes incontestablement ancestrales telle que la forme Mysis, et il serait plus remarquable encore qu'une forme zoéenne se soit développée deux ou plusieurs fois d'une manière indépendante.

Nous n'avons peut-être pas de matériaux suffisants pour reconstruire les caractères de l'ancêtre Zoé, mais il était probablement pourvu des appendices antérieurs jusqu'à la seconde paire de pattes-mâchoires et (?) de pattes abdominales natatoires. Le cœur peut, très vraisemblablement, avoir été divisé en chambres nombreuses. Il ne me paraît pas possible de se prononcer sur l'existence ou non de poches branchiales sur les pattes-mâchoires et les

(1) Une forme larvaire secondaire doit vraisemblablement se répéter dans le développement moins qu'un stade ancestral adulte parce que la première qui est un anneau secondairement intercalé dans la chaîne a toujours une forte tendance à disparaître par un retour au type de développement originel.

pattes abdominales. La carapace et la forme générale étaient probablement les mêmes que dans les Zoés actuelles. Il faut laisser en doute si les six appendices thoraciques postérieurs étaient absents ou seulement très réduits.

Somme toute, on peut regarder comme probable que les Malacostracés descendent de formes Protophyllopodes dans lesquelles, par l'adaptation à la vie pélagique, six appendices de la région moyenne du corps se sont réduits ou ont avorté et une forme zoéenne a été acquise et que les appendices perdus se sont redéveloppés plus tard chez les descendants de ces formes et sont enfin devenus les appendices les plus typiques du groupe.

La parenté des divers groupes de Malacostracés est un sujet trop difficile pour être discuté ici, mais il semble très vraisemblable qu'outre les groupes à stade Zoé, les Edriophthalmes et les Cumacés sont aussi des formes post-zoéennes qui ont perdu le stade Zoé. La *Nebalia* doit cependant très probablement être regardée comme une forme pré-zoéenne qui a survécu jusqu'à l'époque actuelle : et on pourrait aisément supposer que ses huit minces segments thoraciques avec leurs petits appendices Phyllopodiformes pourraient être presque avortés.

Copépodes. — Il paraît certain que les Copépodes se sont séparés de très bonne heure de la tige principale des Crustacés comme le montrent leurs pattes biramées et la persistance de l'œil médian comme seul organe de vision. On peut arguer qu'ils ont perdu leurs yeux par des transformations régressives, et faire valoir en faveur de cette opinion les cas de Pontellides et de l'*Argulus*. Il est cependant plus que douteux que les yeux latéraux des Pontellides aient des relations de parenté avec les yeux composés des Phyllopodes et les affinités de l'*Argulus* sont encore incertaines. Il serait en outre très paradoxal que dans un grand groupe de Crustacés, les yeux latéraux aient été conservés dans une forme parasite (*Argulus*), mais perdus dans toutes les formes libres.

Cirripèdes. — Claus considère les Cirripèdes comme appartenant au même phylum que les Copépodes, opinion qui ne me paraît pas ressortir complètement de leur histoire larvaire. Le Nauplius diffère d'une manière très marquée de celui des Copépodes, et cela est bien plus vrai encore pour le stade Cypris. Les appendices analogues à ceux des Copépodes qui existent à ce stade sont le principal argument en faveur de cette opinion, mais cette forme d'appendices était probablement très primitive et générale, et leur nombre (sans prendre en considération le cas douteux du *Cryptophialus*) ne correspond pas à celui des appendices des Copépodes. D'un autre côté, les yeux pairs et la coquille bivalve rendent bien difficile à admettre l'hypothèse de Claus. Il est évident que le stade Cypris représente plus ou moins exactement une forme ancestrale des Cirripèdes et que la coquille bivalve et les yeux composés étaient des caractères ancestraux. Ces caractères semblent incompatibles avec des affinités avec les Copépodes, mais tendent à montrer la dérivation indépendante des Cirripèdes de quelque forme primitive de Phyllopode bivalve.

Ostracodes. — La dérivation indépendante des Ostracodes de la tige principale des Crustacés semble probable. Claus fait remarquer que les Ostracodes sont loin de présenter une organisation simple et en conclut qu'ils ne sont pas descendus d'une forme à organisation plus complexe et à appendices

plus nombreux. Quelques simplifications ont cependant sans aucun doute eu lieu telles que la perte du cœur et, dans un grand nombre de formes, des yeux composés. Ces simplifications doivent probablement être expliquées, comme elles le sont par Claus, comme des adaptations dues aux petites dimensions du corps et à son revêtement par une épaisse coquille bivalve. Quoique Claus soit très opposé à l'hypothèse que le nombre des appendices a été réduit, cependant le fait même de l'organisation complexe (sous certains rapports) de ce groupe pourrait sembler indiquer qu'il ne peut pas s'être séparé de la tige des Phyllopodes à une époque aussi primitive que (dans l'hypothèse de Claus sur le Nauplius) semblerait l'impliquer le très petit nombre des appendices qui le caractérise, et il paraît par conséquent probable que ce nombre serait plus petit que celui des formes ancestrales.

Formation des feuillets germinatifs.

La formation des feuillets germinatifs a été plus complètement étu-

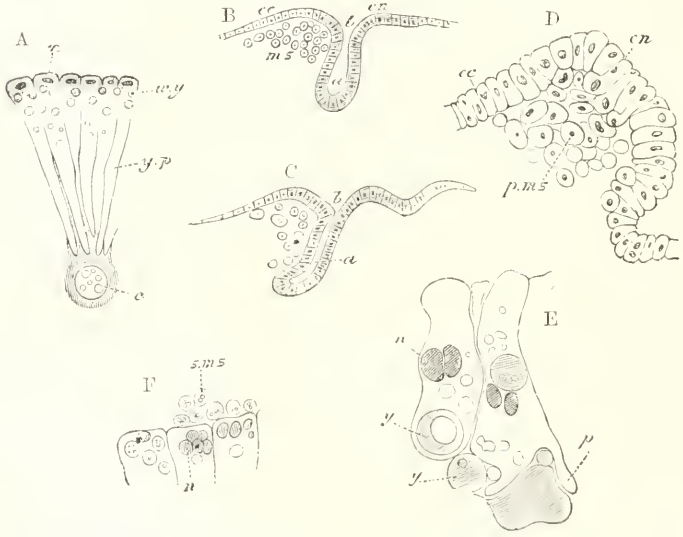


Fig. 256. — Développement de l'*Astacus* (emprunté à Parker d'après Reichenbach) (*).

diée chez divers Malacostracés, plus spécialement chez les Décapodes que dans les autres groupes.

(*) A, coupe d'une partie de l'œuf pendant la segmentation. — *n*, noyaux. — *wy*, vitellus blanc. — *yp*, pyramides vitellines. — *c*, masse vitelline centrale.

B et C, coupes longitudinales pendant le stade gastrula. — *a*, archentéron. — *b*, blastopore. — *ms*, mésoblaste. — *ec*, épiblaste. — *en*, hypoblaste ombré pour le distinguer de l'épiblaste.

D, levre antérieure du blastopore fortement grossie pour montrer la dérivation du mésoblaste primaire de la paroi de l'archentéron. — *p.ms*, mésoblaste primaire. — *ec*, épiblaste. — *en*, hypoblaste.

E, deux cellules hypoblastiques montrant l'absorption amœboïde des sphères vitellines. — *y*, vitellus. — *n*, noyau. — *p*, expansion en forme de pseudopodes.

F, cellules hypoblastiques donnant naissance par production endogène au mésoblaste secondaire (*s.ms*). — *n*, noyaux.

Décapodes. — Nous devons à Brobretsky (n° 472) d'avoir ouvert cette ligne d'investigations où ses recherches ont été suivies et étendues par celles de Hæckel, de Reichenbach (n° 488) et de Mayer (n° 482). La segmentation est centrolécithe et régulière (fig. 256, A) et aboutit à la formation d'une couche uniforme de cellules lenticulaires entourant une sphère centrale de vitellus dans laquelle, en général, toute trace de la division en colonnes présente aux premiers stades de la segmentation a disparu ; chez le Palémon, cependant, les colonnes restent longtemps distinctes. Les cellules du blastoderme sont d'abord uniformes, mais chez l'*Astacus*, l'*Eupagarus* et la plupart des Décapodes deviennent bientôt plus columnaires sur un espace limité et forment une plaque circulaire. Ou la plaque entière s'invagine tout d'un coup (*Eupagurus*, *Palæmon*, fig. 258, A), ou bien son bord s'invagine en une gouttière à peu près circulaire plus profonde en avant qu'en arrière, dans l'intérieur de laquelle le reste de la plaque forme une saillie centrale qui ne s'invagine qu'à une période un peu plus avancée (*Astacus*, fig. 256, B et C). Après l'invagination de cette plaque, le reste des cellules du blastoderme forme l'épiblaste.

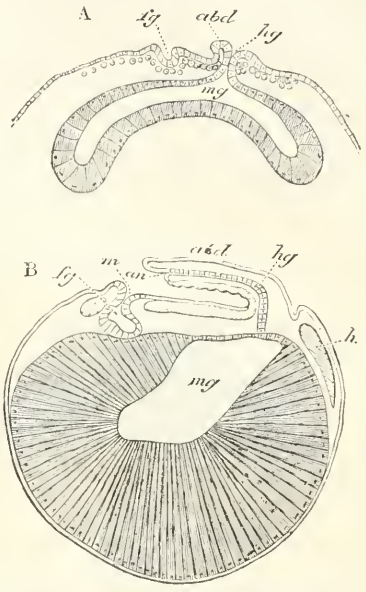


Fig. 257. — Deux coupes longitudinales de l'embryon d'*Astacus* (empruntè à Parker d'après Bobretzky) (*).

Le sac invaginé paraît être l'archentéron, et son orifice, le blastopore. La bouche finit par se former (1), et le sac lui-même constitue alors le mésentéron.

Chez l'Écrevisse, l'archentéron s'étend peu à peu en avant, son orifice est d'abord large, mais se rétrécit d'une manière continue et finit par se fermer. Très peu de temps après il se forme un peu en avant du point où la dernière trace du blastopore a disparu une nouvelle invagination épiblastique, qui donne naissance au proctodæum et dont l'orifice persiste comme l'anus définitif. Le proctodæum (fig. 257 A, *hg*) est bientôt mis en communication avec le mésentéron (*mg*). Le stomo-

(1) Bobretzky décrivit d'abord l'invagination comme restant ouverte, mais il est depuis revenu sur cette opinion (*Zeit. f. wiss. Zool.*, XXIV, p. 186).

(*) A, stade Nauplius. B, stade postérieur à l'absorption du vitellus nutritif par les cellules hypoblastiques. La face ventrale est tournée en haut.

fg, stomodæum. — *hg*, proctodæum. — *an*, anus. — *m*, bouche. — *mg*, mésentéron. — *abd*, abdomen. — *h*, cœur.

dæum (*fg*) se forme au même stade que le proctodæum. Il donne naissance à l'œsophage et à l'estomac. Les cellules hypoblastiques qui forment les parois de l'archentéron s'accroissent avec une rapidité remarquable aux dépens du vitellus, dont elles absorbent et digèrent les sphérules à l'aide de leurs pseudopodes comme des Amibes. Elles deviennent de plus en plus longues et enfin, après avoir absorbé le vitellus tout entier acquièrent une forme presque exactement semblable à celle des pyramides vitellines pendant la segmentation (fig. 257, B). Elles entourent la cavité du mésentéron; leurs noyaux et leur protoplasma sont situés vers l'extérieur. Les cellules du mésentéron, près de son point d'union avec le proctodæum, diffèrent de ce qu'elles sont ailleurs en ce qu'elles sont presque plates.

Chez le *Palæmon* (Bobretzky), l'invagination primitive (fig. 258, A) a des dimensions beaucoup moindres que chez l'*Astacus* et apparaît

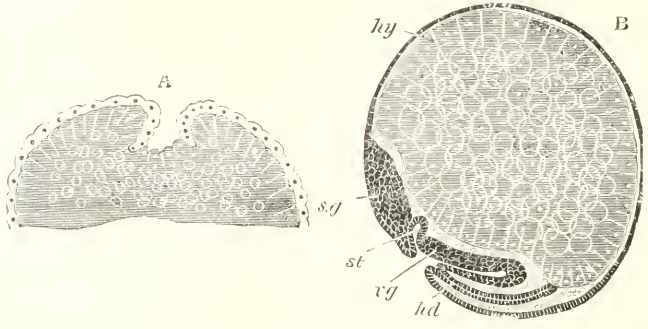


Fig. 258. — Deux stades du développement du Palémon vus en coupe (d'après Bobretzky) (*).

avant que les cellules du blastoderme se soient séparées des pyramides vitellines. Les cellules qui sont situées au fond de l'invagination pénètrent dans le vitellus, s'y multiplient et l'absorbent tout entier formant une masse solide hypoblastique dans laquelle les limites des différentes cellules semblent d'abord n'être pas distinctes. Le blastopore, pendant ce temps, se ferme. Quelques-uns des noyaux se portent alors à la périphérie de la masse vitelline; les cellules auxquelles elles appartiennent deviennent peu à peu distinctes et prennent une forme pyramidale (fig. 258, B, *hy*), leurs extrémités internes se perdant dans une masse centrale de vitellus, dans l'intérieur de laquelle il existe d'abord des noyaux qui disparaissent bientôt. Le mésentéron se constitue ainsi comme une couche de cellules plongeant dans une masse vitelline centrale. Quelques-unes des cellules hypoblastiques voisines du

(*) A, stade gastrula.
B, coupe longitudinale à un stade avancé. — *hy*, hypoblaste. — *s.g*, ganglion sus-œsophagien. — *v.g*, chaîne nerveuse ventrale. — *hd*, proctodæum. — *st*, stomodæum.

point d'union du proctodæum et du mésentéron s'aplatissent et dans leur voisinage apparaît une lumière. Le stomodæum et le proctodæum se forment comme chez l'Écrevisse. La figure 258, B, montre les positions relatives du proctodæum, du stomodæum et du mésentéron. Quoique le processus de formation de l'hypoblaste et du mésentéron soit essentiellement le même chez l'Écrevisse et le Palémon, les différences entre ces deux formes sont cependant très intéressantes en ce que le vitellus est *extérieur* au mésentéron chez l'Écrevisse, mais *enfermé dans* le mésentéron chez le Palémon. Cette différence dans la position du vitellus est rendue possible par le fait que les cellules hypoblastiques invaginées du Palémon ne forment pas d'abord une couche continue entourant une cavité centrale comme cela a lieu chez l'Écrevisse.

Le mésoblaste paraît être formé de cellules dues à un bourgeonnement de la paroi antérieure de l'archentéron (*Astacus*, fig. 256, D) ou en général de ses parois latérales (*Palæmon*). Elles font leur première apparition peu après que l'invagination de l'hypoblaste a commencé. Les cellules mésoblastiques sont d'abord sphériques et peu à peu s'étendent surtout dans une direction antérieure à partir de leur point d'origine.

D'après Reichenbach, il se forme chez l'Écrevisse au stade Nauplius un certain nombre de cellules particulières qu'il appelle « cellules mésoblastiques secondaires ». Sa description n'est pas très claire et très satisfaisante, mais il semble qu'elles se forment (fig. 256, F) dans les cellules hypoblastiques par une sorte de développement endogène et quoique présentant d'abord certains caractères particuliers elles cessent bientôt de pouvoir être distinguées des autres cellules mésoblastiques.

Vers la fin de la période nauplienne, les cellules mésoblastiques secondaires se réunissent sur la ligne médiane ventrale en un cordon adjacent à l'épiblaste, bifurqué autour de la bouche et s'étendant en avant jusqu'à l'extrémité des lobes procéphaliques. Ce cordon cellulaire disparaît bientôt et les cellules mésoblastiques secondaires cessent de se distinguer des cellules primaires. Reichenbach croit, sans preuves bien évidentes, que ces cellules ont un rôle dans la formation du sang.

Forme générale du corps. — L'épaississement ventral de l'épiblaste ou plaque ventrale en continuité avec la plaque invaginée forme la première indication de l'embryon. Il est d'abord ovale, mais bientôt s'allonge et s'étend en avant en deux lobes latéraux, les lobes procéphaliques. Sa symétrie bilatérale est, en outre, indiquée par un sillon médian longitudinal. Puis l'extrémité postérieure de la plaque ventrale se soulève en un lobe distinct, l'abdomen, qui chez l'*Astacus* est d'abord situé en avant du blastopore encore ouvert. Ce lobe augmente rapidement de dimension et à son sommet est situé l'étroit orifice anal.

Il forme bientôt un abdomen bien marqué recourbé en avant sur la région antérieure (fig. 258, B et 259, A et B). Son développement précoce en une saillie distincte, fait qu'il ne renferme pas de vitellus et contraste ainsi très fortement avec les régions antérieures thoracique et céphalique du corps. Dans la plupart des cas, cet appendice correspond au futur abdomen, mais dans quelques cas (Cuirassés), il paraît comprendre une partie du thorax. Avant qu'il ait atteint un développement considérable, trois paires d'appendices se forment dans la région céphalique, deux paires d'antennes et les mandibules, ainsi commence une

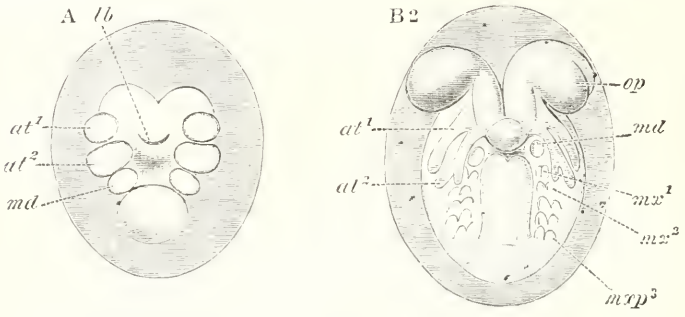


Fig. 259. — Deux stades du développement du Palémon (*).

période appelée stade nauplien (fig. 259, A). Ces trois appendices se forment presque simultanément, mais les derniers paraissent se montrer un peu avant les deux autres paires (Bobretsky). La bouche est située un peu en arrière de la première paire d'antennes, mais nettement en avant de la seconde. Les autres appendices dont le nombre, au moment de l'éclosion, est très variable chez les divers Décapodes (Voy. le développement larvaire), se développent successivement d'avant en arrière (fig. 259, B). Le vitellus nutritif, dans la tête et la région thoracique, se réduit peu à peu en quantité avec l'accroissement de l'embryon et au moment de l'éclosion, la disparité de dimension entre le thorax et l'abdomen a cessé d'exister.

Isopodes. — Les premières phases de développement des Isopodes ont été étudiées à l'aide de coupes par Bobretzky (n° 498) et par Bullar (n° 499) et présentent des variations considérables. Lorsqu'il st pondu, l'œuf est entouré d'un chorion, mais peu après le commencement de la segmentation (Ed. van Beneden et Bullar), il apparaît une seconde membrane qui est probablement une membrane larvaire.

Dans toutes les formes, la segmentation est suivie par la formation d'un blastoderme entourant complètement le vitellus et épaissi sur

(*) A, stade Nauplius. — B, stade avec huit paires d'appendices.
op, yeux. — *at*1, *at*2, première et seconde paires d'antennes. — *md*, mandibules. — *mx*1, *mx*2, première et seconde paires de mâchoires. — *mxp*3, troisième paire de pattes-mâchoires. — *lb*, lèvre supérieure.

une aire qui deviendra la face ventrale de l'embryon. Dans cette aire, le blastoderme est formé d'au moins deux couches de cellules, un épiblaste externe columnaire et une couche interne de cellules éparses qui forment le mésoblaste et probablement aussi en partie, l'hypoblaste (*Oniscus*, Bobretsky ; *Cymothoa*, Bullar).

Chez l'*Asellus aquaticus*, il y a une segmentation centrolécithe aboutissant à la formation d'un blastoderme qui apparaît d'abord à la face ventrale et s'étend plus tard sur la face dorsale.

Chez l'*Oniscus murarius* et le *Cymothoa*, la segmentation est partielle (pour ses particularités et ses affinités, voy. p. 107) et un disque formé d'une seule couche de cellules apparaît à un pôle de l'œuf qui correspond à la future face ventrale (Bobretsky). Cette couche s'étend peu à peu autour du vitellus en partie par division de ses cellules quoique une formation de nouvelles cellules dérivées du vitellus puisse aussi avoir lieu. Avant que le blastoderme ne se soit étendu loin autour du vitellus, sa partie centrale devient épaisse de deux ou d'un plus grand nombre de couches et les cellules des couches profondes se multiplient rapidement et sont destinées à donner naissance au mésoblaste et probablement aussi à une partie ou à tout l'hypoblaste. Chez le *Cymothoa*, cette couche ne subit d'abord pas de changements importants, mais chez l'*Oniscus*, elle devient très épaisse et ses cellules les plus internes (Bobretsky) pénètrent dans le vitellus qu'elles absorbent rapidement, et augmentant en nombre, elles forment d'abord une couche continue sur la périphérie du vitellus et enfin remplissent tout l'espace occupé par le vitellus (fig. 260, A) en l'absorbant.

Il semble possible que ces cellules ne dérivent pas du blastoderme, comme le croit Bobretsky, mais de noyaux du vitellus qui ont échappé à ses observations. Ce mode d'origine serait semblable à celui des cellules vitellines des œufs des Insectes, etc. Si la description de Bobretsky est exacte, il nous faut, comme il le suggère lui-même, nous reporter au Palémon pour trouver une explication du passage des cellules hypoblastiques dans le vitellus. L'épaississement du disque germinatif primitif serait dans cette hypothèse équivalent à l'invagination de l'archentéron chez l'Ecrevisse, le Palémon, etc.

Quelle que puisse être l'origine des cellules plongées dans le vitellus, elles correspondent sans aucun doute à l'hypoblaste des autres types. Chez le *Cymothoa*, on n'a rien trouvé de semblable à elles, mais l'hypoblaste a une origine un peu différente ; il paraît être formé par quelques-unes des cellules indifférentes situées au-dessous de l'épiblaste qui se réunissent en une masse solide à la face ventrale puis se divisent en deux masses qui deviennent creuses et donnent naissance aux cœcums hépatiques. Leur destinée aussi bien que celle de l'hypoblaste chez le Cloporte est traitée à propos du tube digestif. Le blastoderme achève d'entourer le vitellus en se refermant sur la face dorsale. Chez tous

les Isopodes qui ont été étudiés avec soin, il apparaît avant tout autre organe une formation provisoire épiblastique appelée l'organe dorsal. Il est décrit avec le développement des organes. Les changements extérieurs généraux subis par la larve dans son développement sont les suivants. L'aire ventrale épaissie du blastoderme (plaque ventrale) prend la forme d'une ceinture entourant presque toute la circonférence

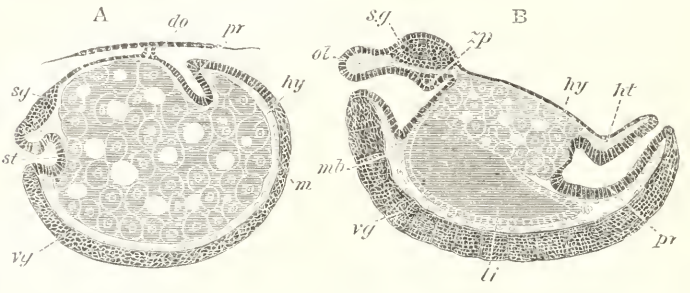


Fig. 260. — Deux coupes longitudinales de l'embryon d'*Oniscus murarius* (d'après Bobretzky) (*).

de l'œuf chez l'*Oniscus* (fig. 260, A), mais est relativement beaucoup plus courte chez le *Cymothoa*. En avant elle se dilate en lobes procéphaliques. Chez le *Cymothoa*, elle se segmente ensuite, et les segments antérieurs se forment presque simultanément et ceux de l'abdomen un peu plus tard. En même temps apparaît une dépression médiane divisant longitudinalement le blastoderme en deux moitiés. Les appendices se forment plus tard que leurs segments, mais ils se forment tous à peu près simultanément à l'exception des derniers thoraciques qui n'apparaissent que relativement tard, après l'éclosion de l'embryon. Le développement tardif du septième segment thoracique et de ses appendices est un caractère commun à la majorité des Isopodes (Fritz Müller). Chez l'*Oniscus*, les membres se forment à peu près de la même manière que chez le *Cymothoa*, mais chez l'*Asellus* ils n'apparaissent pas tout à fait simultanément. Avant tout, les deux antennes et les mandibules (le futur palpe) apparaissent inaugurant un stade souvent appelé stade nauplien que l'on considère comme correspondant au stade Nauplius libre du *Penæus* et de l'*Euphausia*. A ce stade est rejetée une cuticule (Van Beneden) qui persiste comme enveloppe entourant la larve jusqu'à l'éclosion. Des enveloppes cuticulaires semblables se forment chez un grand nombre d'Isopodes. Plus tard apparaissent les appendices du thorax, et enfin ceux de l'abdomen. Plus tard que les appendices se développent en arrière de la bouche deux

(*) *st*, stomodæum. — *pr*, proctodæum. — *hy*, hypoblaste formé de grosses cellules nucléées enfouies dans le vitellus. — *m*, mésoblaste. — *vg*, chaîne nerveuse ventrale. — *sg*, ganglion sus-œsophagien. — *li*, foie. — *do*, organe dorsal. — *zp*, rudiment de l'appareil masticateur stomacal. — *ol*, lèvre supérieure.

mamelons qui ressemblent à des appendices, mais donnent naissance à une lèvre inférieure bilobée (Dohrn).

Chez l'*Asellus* et l'*Oniscus*, la plaque ventrale se moule sur la forme de l'œuf et recouvre la plus grande partie du côté dorsal aussi bien que du côté ventral (fig. 260, A). Il en résulte que la face ventrale de l'embryon est convexe dans son ensemble, et chez l'*Asellus* un repli profond apparaît sur le dos de l'embryon, de sorte que l'embryon paraît enroulé dans l'œuf, la face ventrale étant en dehors, la tête et la queue en contact. Chez l'*Oniscus*, la face ventrale est convexe, mais la face dorsale n'est jamais repliée comme chez l'*Asellus*. Chez le *Cymothoa*, l'œuf est très gros et la plaque ventrale ne s'étend pas à beaucoup près aussi loin du côté dorsal que chez l'*Asellus* et par conséquent la face ventrale est loin d'être aussi convexe que chez les autres Isopodes. En même temps le telson se forme de bonne heure et se recourbe en avant de façon à être situé à la face inférieure de la partie du blastoderme qui le précède. Par cette courbure ventrale, le telson du *Cymothoa* fait exception parmi les Isopodes; et sous ce rapport est intermédiaire entre les embryons de l'*Asellus* et des Amphipodes.

Amphipodes. — Chez les Amphipodes, la segmentation est d'ordinaire centrolécithe. Chez le *Gammarus locusta* (Ed. van Beneden et Bessels, n° 503) elle commence par une segmentation inégale, mais totale comme celle de la Grenouille (Voy. p. 99) et la séparation d'une masse vitelline centrale ne se produit que tardivement, et il est à remarquer que la partie de l'œuf qui s'est divisée en petits segments finit par former la face ventrale. Chez les espèces d'eau douce de *Gammarus* (*G. fluviatilis*, *G. pulex*) la segmentation ressemble davantage à celle des Insectes, les cellules du blastoderme se formant presque simultanément sur une grande partie de la surface de l'œuf.

Les deux formes de segmentation donnent naissance à un blastoderme entourant l'œuf tout entier qui s'épaissit bientôt sur la face ventrale. Il se forme, comme chez les Isopodes, une membrane larvaire vers le temps où le blastoderme s'achève. Bientôt après cela, l'œuf perd sa forme sphérique et une de ses extrémités (le futur abdomen) s'étire en pointe et se recourbe immédiatement sous la face ventrale de la partie antérieure. La courbure ventrale de la partie postérieure de l'embryon, à un âge si précoce, fait un contraste marqué avec la condition ordinaire des embryons d'Isopodes, et n'est approchée dans ce groupe, dans l'état actuel de nos connaissances, que par le cas du *Cymothoa*.

A la formation de la première membrane larvaire, les cellules du blastoderme s'en détachent, excepté sur une partie de la face dorsale. La plaque de cellules adhérentes à cette partie donne naissance à un organe dorsal comparable à celui de l'*Oniscus*, rattachant l'embryon à sa première enveloppe larvaire. Il se perfore à une période postérieure.

Les segments et les membres des Amphipodes sont tous formés avant que la larve ne sorte de l'œuf.

Cladocères. — La segmentation (Grobben, n° 435) a lieu suivant le type centrolécithe normal, mais est un peu inégale. Avant qu'elle ne soit achevée, on peut reconnaître près du pôle végétatif une cellule distincte des autres par son aspect granuleux. Elle donne origine aux organes génitaux. Une des cellules voisines donne naissance à l'hypoblaste et les autres cellules qui l'entourent forment le commencement du mésoblaste. Le reste des cellules de l'œuf forme l'épiblaste. A un stade plus avancé, la cellule hypoblastique est divisée en vingt-deux cellules, tandis que le mésoblaste forme un cercle de douze cellules autour de la masse génitale.

L'hypoblaste s'invagine bientôt : le blastopore se ferme probablement et l'hypoblaste forme un cordon cellulaire solide qui finit par devenir le mésentéron. Le stomodæum est décrit comme se formant au point de fermeture du blastopore. Le mésoblaste se replie en dedans et forme une masse adjacente à l'hypoblaste et un peu plus tard la masse génitale est aussi recouverte par l'épiblaste. Le proctodæum paraît se constituer plus tard que le stomodæum.

L'embryon, comme Dohrn l'a montré le premier, passe par un stade nauplius dans la poche incubatrice, mais éclôt, excepté dans le cas des œufs d'hiver du *Leptodora*, avec une forme ressemblant beaucoup à celle de l'adulte.

Copépodes. — Chez les Copépodes libres, la segmentation et la formation des feuillets ont été récemment étudiées par Hoek (n° 512). Il a trouvé qu'il y a, tant dans les formes marines que dans les formes d'eau douce qu'il a étudiées, une segmentation centrolécithe semblable à celle du *Palæmon* et du *Pagurus* (Voy. p. 100), qui sur les vues de face pourraient paraître complète et presque régulière. Après la formation du blastoderme une invagination de quelques-unes de ses cellules a lieu et s'achève en environ un quart d'heure. L'orifice se ferme. Cette invagination est comparée par Hoek à l'invagination de l'*Astacus* et il croit qu'elle donne naissance au mésentéron. Son point de fermeture correspond à l'extrémité postérieure de l'embryon. A la face ventrale apparaissent deux sillons transversaux divisant l'embryon en trois segments et un sillon médian longitudinal qui ne s'étend pas jusqu'à l'extrémité antérieure du premier segment. Les trois paires d'appendices du Nauplius et la lèvre supérieure se forment plus tard comme des expansions des côtés de l'épaississement blastodermique ventral.

Parmi les Copépodes parasites on trouve deux types de segmentation distincts, analogues à ceux des Isopodes. Chez le *Chondracanthus*, la segmentation est un peu irrégulière, mais du type de l'*Eupagurus*, etc. (Voy. p. 100). Dans les autres groupes (*Anchorella*, *Clavella*, *Congericola*, *Caligus*, *Lernæopoda*), la segmentation ressemble presque au type méroblastique ordinaire (Voy. p. 108) et doit s'expliquer de la même manière que dans les cas de l'*Oniscus* et du *Cymothoa*. Les premières cellules blastodermiques apparaissent quelquefois dans une position correspondant à l'extrémité céphalique de l'embryon (*Anchorella*), d'autres fois à l'extrémité postérieure (*Clavella*), et quelquefois au milieu de la face ventrale. La face dorsale du vitellus est toujours recouverte la dernière par les cellules blastodermiques. Il se forme une cuti-

cule larvaire semblable à celle des Isopodes en même temps que le blastoderme. Sur les côtés de l'épaississement ventral du blastoderme se développent les appendices du Nauplius dont les deux premiers seuls apparaissent chez l'*Anchorella*. Chez l'*Anchorella* et le *Lernæopoda*, les embryons n'éclosent pas au stade Nauplius, mais après la formation des appendices naupliens, une nouvelle cuticule, la cuticule nauplienne, est rejetée et l'embryon se développe dans son intérieur jusqu'à atteindre le stade dit stade Cyclope (Voy. p. 459). L'embryon dans l'œuf a l'abdomen recourbé vers la face dorsale, comme chez les Isopodes.

Cirripèdes. — La segmentation du *Balanus* et du *Lepas* commence par la ségrégation des parties constituantes de l'œuf en une portion plus riche en protoplasma et une portion formée surtout de matériaux nutritifs. La première se sépare de la dernière en un segment distinct, puis se divise en deux portions un peu inégales. La division de la portion protoplasmique de l'embryon continue et les segments qui en résultent s'étendent autour du segment vitellin unique. Le point où ils finissent par l'entourer est situé à la face ventrale (Lang) et vers la position de la bouche (?).

Lorsqu'il est enveloppé par les cellules protoplasmiques, le vitellus se divise et donne naissance à de nombreuses cellules qui probablement fournissent les matériaux des parois du mésentéron. La couche externe du protoplasma forme le blastoderme et bientôt (Arnold Lang) s'épaissit sur la face dorsale.

L'embryon est ensuite divisé par deux constrictions en trois segments; et les trois appendices qui leur correspondent se forment et sont d'abord simples ; les deux postérieurs deviennent bientôt biramés. La larve sort de l'œuf avant qu'aucun nouvel appendice soit formé.

Développement comparatif des organes.

Système nerveux central. — La chaîne nerveuse ventrale des Crustacés se développe comme un épaississement de l'épiblaste, le long de la ligne médiane ventrale; sa différenciation commence en avant et s'étend vers la partie postérieure. La chaîne ventrale est d'abord non segmentée; les ganglions sus-œsophagiens se forment comme des épaississements de l'épiblaste des lobes procéphaliques.

Les détails de ces phénomènes sont encore dans beaucoup de cas très imparfaitement connus. La description la plus complète que nous possédions est celle de Reichenbach (n° 488) pour l'*Astacus*. Il a trouvé que les ganglions sus-œsophagiens et la chaîne ventrale se développent comme une formation continue et non indépendamment comme cela semble être le cas chez les Chétopodes. Les ganglions sus-œsophagiens se forment dans les lobes procéphaliques. Ils apparaissent d'abord sous la forme d'une paire de fossettes, mais de chaque côté de la ligne médiane, au stade Nauplius, ces fossettes sont très profondes et leurs parois se continuent avec deux bourrelets d'épiblaste épais de plusieurs couches de cellules qui se dirigent en arrière de chaque côté de la bouche. Reichenbach croit que les parois des fossettes forment les

portions optiques des ganglions sus-œsophagiens et les bourrelets épiblastiques, le reste des ganglions et les commissures circum-œsophagiennes. A un stade beaucoup plus avancé, lorsque les pattes ambulatoires sont formées, une involution médiane de l'épiblaste en avant de la bouche et entre les deux bourrelets épiblastiques donne naissance à une partie centrale des ganglions sus-œsophagiens. Ainsi d'après Reichenbach cinq éléments prennent part à la formation de ces ganglions savoir : deux fossettes épiblastiques, deux bourrelets épiblastiques et une involution de l'épiblaste entre les derniers. Il est à noter cependant que le sort ultérieur ni des fossettes paires ni de l'involution médiane ne paraît avoir été établi d'une manière satisfaisante. Les deux bourrelets épiblastiques qui partent des ganglions sus-œsophagiens passent de chaque côté de la bouche et se continuent sur les côtés de la gouttière médiane ventrale comme une paire d'épaississement de l'épiblaste. Cette gouttière est profonde en avant, mais l'est de moins en moins en arrière. Les épaississements des deux côtés de cette gouttière donnent sans aucun doute naissance aux moitiés latérales de la chaîne ventrale et Reichenbach pense, mais, il me semble, sans preuves suffisantes, que les cellules de la gouttière elle-même s'invaginent aussi et prennent part à la formation de la chaîne ventrale. Lorsque la chaîne ventrale se sépare de l'épiblaste, ses deux moitiés sont réunies sur la ligne médiane, mais, sur des coupes, elle se montre nettement bilobée.

Chez les Isopodes, il semblerait, d'après les observations de Bobretsky et de Bullar que la chaîne nerveuse ventrale apparaît comme un épaississement impair de l'épiblaste dans lequel *il n'y a pas de traces de rien qui rappelle une involution médiane*. Après que cet épaississement s'est séparé de l'épiblaste, un léger sillon médian indique sa constitution par deux cordons latéraux. Les ganglions sus œsophagiens se développent simplement comme une paire d'épaississements des lobes procéphaliques, mais il ne paraît pas avoir été déterminé s'ils sont dès l'origine en continuité avec la chaîne ventrale.

Les derniers stades de la différenciation de la chaîne ventrale sont, dans l'état actuel de la science, très semblables dans l'ensemble des Crustacés. La chaîne ventrale est, comme on l'a déjà vu, d'abord non segmentée (fig. 260, A, *vg*), mais est bientôt divisée par une série de constrictions en autant de ganglions qu'il y a de paires d'appendices ou de segments (fig. 260, B, *vg*).

Il apparaît ou du côté ventral (*Oniscus*), ou au centre (*Astacus*, *Palæmon*), des deux moitiés de chaque segment ou ganglion, un espace rempli de substance finement ponctuée qui est le commencement de la portion commissurale des cordons nerveux. Le tissu commissural devient bientôt continu dans toute la longueur de la chaîne ventrale et se prolonge aussi dans les ganglions sus-œsophagiens.

Après la formation du tissu commissural, le reste des cellules de la chaîne forment les véritables cellules glanglionnaires. Les ganglions se séparent ensuite peu à peu et les cellules se localisent dans les ganglions qui finissent par n'être réunis que par une double bande du tissu commissural. Le tissu commissural ne donne pas seulement nais-

sance aux cordons longitudinaux qui réunissent les ganglions successifs, mais aussi aux commissures transversales qui réunissent les deux moitiés des ganglions individuels.

Les ganglions d'ordinaire, sinon toujours, paraissent correspondre d'abord en nombre aux segments et leur nombre plus petit si souvent chez l'adulte est dû à la coalescence de ganglions originellement distincts.

Organes des sens spéciaux. — On sait relativement peu de choses sous ce rapport. Les yeux composés se développent par la coalescence de deux formations, épiblastiques l'une et l'autre; une partie de l'épiblaste superficiel des lobes procéphaliques et une partie des ganglions susœsophagiens. La première donne naissance aux lentilles cornéennes, aux cônes cristallins et au pigment ambiant, les derniers aux rhabdomes et aux cellules qui les entourent. Entre ces parties est interposé un pigment mésoblastique.

On ne sait presque rien sur le développement des organes auditifs et olfactifs.

Organe dorsal. — Dans un grand nombre de Malacostracés et de Branchiopodes, il se développe aux dépens de l'épiblaste un organe spécial dans la région antérieure dorsale. Cet organe a été appelé l'organe dorsal. Il paraît être de nature glandulaire, et est d'ordinaire très développé chez l'embryon ou la larve, et disparaît chez l'adulte; mais chez quelques Branchiopodes, il persiste pendant toute la vie. Dans la plupart des cas il est impair, mais dans quelques cas, un organe pair paraît prendre sa place.

Diverses hypothèses ont été émises sur sa nature. Il n'est guère douteux qu'il soit glandulaire et il est possible que ce soit un organe rénal provisoire, bien que, à ma connaissance, on n'y ait pas encore trouvé de concrétions.

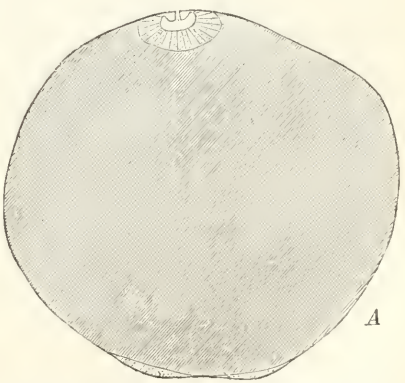


Fig. 261. — Coupe diagrammatique du *Cymothoa* montrant l'organe dorsal (emprunté à Bullar).

Son développement a été étudié très complètement chez les Isopodes.

Chez le *Cymothoa* (Bullar, n° 499) il apparaît à la face dorsale, dans la région qui deviendra plus tard le premier segment thoracique, un épaississement linéaire impair du blastoderme. Cet épaississement forme bientôt une plaque circulaire dont le centre s'invagine de façon à ne communiquer avec l'extérieur que par un orifice étroit (fig. 261); en même temps il s'attache à la membrane de l'œuf. L'organe dorsal reste dans cet état jusqu'à la fin de la vie larvaire.

Chez l'*Oniscus* (Dohrn, n° 500 ; Bobretsky, n° 498) il apparaît de très bonne heure une plaque dorsale de cellules épaissies. Ces cellules se fixent sur leur bord à la membrane ovulaire interne et peu à peu se séparent de l'embryon avec lequel elles ne restent enfin en rapport que par une colonne cellulaire creuse (fig. 260 A, *do*). La plaque originelle s'étend ensuite peu à peu sur la membrane ovulaire interne et constitue une bande transversale en forme de selle de cellules aplaties qui entoure l'embryon excepté sur la face ventrale.

Chez les Amphipodes, les cellules épiblastiques restent attachées sur un petit espace à la face dorsale de la première dépouille larvaire lorsque celle-ci est formée. Cette plaque de cellules souvent appelée appareil micropylaire forme un organe dorsal équivalent à celui de l'*Oniscus*. Il se perfore à une période plus avancée. On retrouve une formation peut-être homologue dans les embryons d'*Euphausia*, de *Cuma*, etc.

Chez un grand nombre de Branchiopodes il existe un organe dorsal. Son développement a été étudié par Grobben chez le *Moina*. Il persiste à l'état adulte chez le *Branchipus*, le *Limnadia*, l'*Estheria*, etc.

Chez les Copépodes on trouve quelquefois un organe dorsal chez l'embryon ; Grobben au moins croit avoir rencontré un organe de cette nature chez l'embryon du *Cyclops serrulatus*.

Un organe pair qui paraît être de même nature a été rencontré chez l'*Asellus* et le *Mysis*.

Chez l'*Asellus* (Rathke, n° 561 ; Dohrn, n° 500 ; Van Beneden, n° 497) ces organes apparaissent sous la forme de deux masses cellulaires de chaque côté du corps, immédiatement en arrière de la région des lobes procéphaliques. Chacun d'eux devient trifolié et se recourbe vers la face ventrale. Chaque lobe se creuse d'une cavité, et enfin les trois cavités se réunissent en une cavité trilobée ouverte dans le vitellus. Cet organe finit par devenir si grand qu'il rompt la membrane de l'œuf et fait saillie sur les côtés de l'embryon (fig. 262). Quoique formé avant les appendices, il n'atteint son développement complet que longtemps après que ceux-ci sont bien constitués.

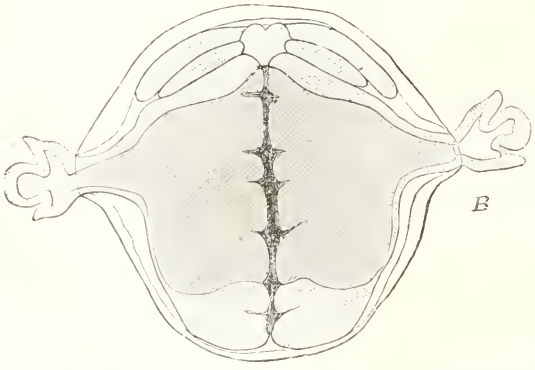


Fig. 262. — Coupe diagrammatique d'un embryon d'*Asellus aquaticus* montrant l'organe dorsal pair (empruntè à Bullar, d'après L. Van Beneden).

Chez le Mysis, il apparaît pendant le stade *Nauplius* comme une paire de cavités tapissées par des cellules columnaires qui s'atrophient de très bonne heure.

Diverses tentatives ont été faites pour identifier des organes d'autres embryons d'Arthropodes avec l'organe dorsal des Crustacés, mais le seul organe

semblable qui ait été décrit en est un qui se trouve chez l'embryon de la Linguatule (Voy. chap. XIX), mais il n'y a pas de motifs pour croire que cet organe soit réellement l'homologue de l'organe dorsal des Crustacés.

Le Mésoblaste. — Le mésoblaste dans les types observés jusqu'ici dérive des mêmes cellules que l'hypoblaste et apparaît comme une couche de cellules un peu irrégulière entre l'épiblaste et l'hypoblaste. Il donne origine aux mêmes parties de l'organisme que dans les autres formes, mais il est à remarquer qu'il ne se divise pas chez la plupart des Décapodes et des Isopodes (et nous ne savons rien sur ce point dans les autres formes) en somites, au moins avec la même netteté qui est habituelle chez les Annélides et les Arthropodes. Non seulement il en est ainsi, mais il n'y a pas d'abord de division marquée en lames splanchnique et somatique avec une cavité générale interposée. Quelques-unes des cellules se différencient pour constituer les muscles des parois du corps et des membres, et d'autres cellules, d'ordinaire disposées en couche très mince, les muscles du tube digestif. Dans la queue du *Palæmon*, Bobretsky a remarqué que les cellules qui forment les muscles du corps étaient imparfaitement divisées en masses cubiques correspondant aux segments, qui, cependant par l'absence d'une cavité centrale diffèrent des somites mésoblastiques. Chez le *Mysis*, d'après Metschnikoff, le mésoblaste se fragmente en somites distincts. De nouvelles recherches à ce sujet sont nécessaires. La cavité générale a la forme de sinus sanguins irréguliers creusés entre les organes internes.

Cœur. — L'origine et le développement du cœur et du système vasculaire ne sont que très imparfaitement connus.

Chez les Phyllopodes (*Branchipus*), Claus a montré (n° 454) que le cœur se forme par la coalescence des parties latérales du mésoblaste des plaques ventrales. Les chambres se forment successivement, à mesure que les segments auxquels elles appartiennent sont établis, et les chambres antérieures sont en pleine activité que les chambres postérieures ne sont pas encore formées.

Chez l'*Astacus* et le *Palæmon*, Bobretsky a trouvé qu'à un stade antérieur à l'apparition définie du cœur, on peut voir à la place qu'il doit occuper une masse solide de cellules mésoblastiques et regarde comme probable que le cœur dérive de cette masse. Lorsqu'on peut reconnaître pour la première fois l'existence du cœur et avant qu'il n'ait commencé à battre, il a la forme d'un sac ovale à parois délicates séparé du mésentéron par une couche du mésoblaste splanchnique. Sa cavité est remplie d'un plasma particulier qui remplit aussi les diverses cavités du mésoblaste. Autour de lui se forme bientôt un sac péricardique et les parois du cœur s'épaississent considérablement. Quatre bandes en partent, deux qui se dirigent vers la face dorsale et se fixent aux téguments et deux autres vers la face ventrale. Le cœur est aussi rattaché au tégument dorsal par une bande médiane de cellules. Les artères

principales se développent comme des prolongements directs du cœur. Les observations de Dohrn sur l'*Asellus* confirment l'hypothèse que le cœur dérive d'une masse mésoblastique solide en ce qu'il a pu observer le creusement de la masse sur l'embryon vivant (Cf. développement du cœur chez les Araignées). Quelques-unes des cellules centrales (noyaux de Dohrn) deviennent des globules du sang. La formation de ceux-ci n'est du reste pas, d'après Dohrn, limitée au cœur, mais a lieu *in situ* dans toutes les parties du corps (antennes, appendices, etc.). Les globules se forment comme des noyaux libres et ont leur origine primordiale dans le vitellus qui d'abord communique librement avec les cavités des appendices.

Tube digestif. — Chez l'*Astacus*, la formation du mésentéron par invagination et l'absorption du vitellus par les cellules de l'hypoblaste a déjà été décrite. Après l'absorption du vitellus, le mésentéron a la forme d'un sac dont les parois sont formées de cellules extrêmement allongées, les pyramides vitellines, à la base desquelles est placé le noyau (fig. 257, B). Ce sac donne naissance à la portion du corps intermédiaire entre l'abdomen et l'estomac et au foie. La paroi épithéliale de ces deux parties est formée par les portions externes des pyramides contenant les noyaux et le protoplasma séparés du vitellus en une couche de cellules épithéliales plates. Le vitellus se fragmente ensuite et forme une masse de substance nutritive remplissant la cavité du mésentéron.

La différenciation du foie et du tube digestif proprement dit a d'abord lieu à la face ventrale, et commence près du point où finit le proctodæum pour s'étendre en avant à partir de ce point. Il se forme ainsi du côté ventral du mésentéron une couche de cellules épithéliales qui bientôt se soulève en une série de replis longitudinaux dont un médian est très apparent. Le repli médian en s'unissant à un repli correspondant du côté dorsal donne naissance au véritable mésentéron, et les replis latéraux forment des cylindres hépatiques parallèles qui, en avant, ne sont pas séparés de la cavité digestive. Les parties latérales du côté dorsal du mésentéron donnent de même naissance à des cylindres hépatiques. Les pyramides vitellines de la partie antérieure du mésentéron qui se projettent en avant en une paire de diverticules de chaque côté de l'estomac ne se transforment en cylindres hépatiques qu'après l'éclosion de la larve.

Le proctodæum s'ouvre de très bonne heure dans le mésentéron, mais le stomodæum reste clos jusqu'à ce que la différenciation de l'intestin moyen soit presque achevée. Le proctodæum donne naissance à la partie abdominale de l'intestin, et le stomodæum à l'œsophage et à l'estomac. L'appareil masticatoire commence de très bonne heure à se montrer dans le dernier sous la forme d'un épaississement dorsal de l'épithélium.

Le mésentéron primitif chez le Palémon se différencie en intestin moyen permanent et en foie, suivant un processus semblable d'une manière générale, à celui de l'*Astacus*, quoique beaucoup moins compliqué. Une couche distincte de cellules se sépare de la partie externe des pyramides vitellines, et donne naissance au revêtement glandulaire tant de l'intestin moyen que du foie. La différenciation de cette couche commence en arrière, et l'intestin moyen communique de très bonne heure librement avec le proctodæum. Les parties latérales du mésentéron primitif se différencient en quatre ailes dirigées deux en avant

et deux en arrière qui, après que le vitellus qu'elles contiennent est résorbé, constituent le foie. La partie médiane devient simplement le mésentéron. L'extrémité stomacale du stomodæum arrive en contact avec le mésentéron près du point où celui-ci se continue dans les diverticules hépatiques, et quoique la paroi de séparation soit de bonne heure très mince, la libre communication ne s'établit pas avant que le vitellus ne soit complètement résorbé.

Le tube digestif des Isopodes est constitué principalement, sinon entièrement, par le proctodæum et le stomodæum qui, tous deux, apparaissent avant toute autre partie de l'appareil digestif comme des invaginations de l'épiblaste qui s'enfoncent graduellement dans l'intérieur de l'embryon (fig. 263). Chez l'*Oniscus*, le foie se forme comme deux disques à la surface du vitellus, de

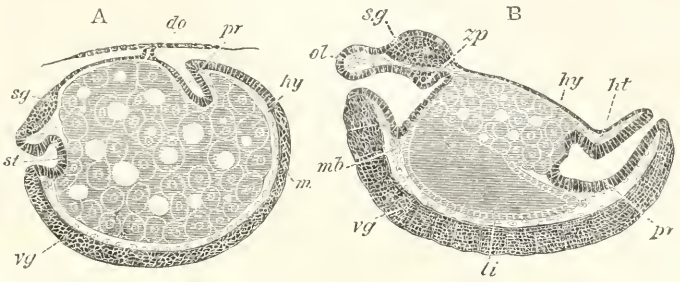


Fig. 263. — Deux coupes longitudinales de l'embryon d'*Oniscus murarius* (d'après Bobretzky) (*).

chaque côté de la partie antérieure du corps. Leurs parois sont formées de cellules cubiques dérivées des cellules vitellines dont l'origine a été décrite à la page 483. Ces deux disques prennent peu à peu la forme de sacs (fig. 263, B, *li*) librement ouverts du côté interne dans le vitellus. Pendant que ces sacs continuent à s'accroître, le stomodæum et le proctodæum ne restent pas passifs. Le stomodæum, qui donne naissance à l'œsophage et à l'estomac de l'adulte, montre bientôt une dilatation postérieure destinée à devenir l'estomac, du côté dorsal de laquelle se forme une proéminence bien marquée, la première trace de la future armature stomacale (fig. 248, B, *zp*). Le proctodæum (*pr*) s'accroît beaucoup plus rapidement que le stomodæum, et son extrémité, adjacente au vitellus, devient extrêmement mince ou même perd sa paroi. Dans les premiers stades, il était entouré par les cellules vitellines, mais dans la suite de son accroissement, les cellules vitellines sont peu à peu réduites en nombre et paraissent se retirer devant lui, à tel point qu'on est conduit à conclure que la fin de l'accroissement du proctodæum a lieu aux dépens des cellules vitellines.

Les sacs hépatiques se remplissent d'une substance granuleuse sans trace de cellules ; leur paroi postérieure est en continuité avec les cellules vitellines, et leur paroi antérieure est située immédiatement en arrière de l'estomac. Le proctodæum s'étend en avant d'une manière continue jusqu'à

(*) *st*. stomodæum. — *pr*, proctodæum. — *hy*, hypoblaste formé de grosses cellules nucléées enfouies dans le vitellus. — *m*. mésoblaste. — *vg*, chaîne nerveuse ventrale. — *sg*, ganglion sus-œsophagien. — *li*, foie. — *do*, organe dorsal. — *zp*. rudiment de l'appareil masticateur stomacal. — *ol*, lèvre supérieure.

toucher le stomodæum, et les deux sacs hépatiques alors réunis en un seul à leur base, entrent en continuité directe avec le proctodæum. Au stade où cette jonction s'effectue, les cellules vitellines ont complètement disparu. Il semble donc que chez l'*Oniscus* les cellules vitellines (hypoblaste) servent surtout à former les parois du foie, mais qu'elles fournissent aussi probablement des matériaux pour la fin de l'accroissement de ce qui est en apparence le proctodæum. Il est par conséquent nécessaire de conclure que ce dernier, qui pourrait paraître avec le stomodæum former le tube digestif tout entier, correspond en réalité au mésentéron et au proctodæum réunis, quoique les sucs digestifs soient, sans aucun doute, sécrétés principalement non dans le mésentéron, mais dans les diverticules hépatiques. Le proctodæum et le stomodæum se rencontrent d'abord sans communiquer, mais bientôt la séparation disparaît.

Chez le *Cymothoa* (Bullar, n° 499), le proctodæum et le stomodæum se développent de la même manière que chez l'*Oniscus*, mais l'hypoblaste a une forme tout à fait différente. La masse principale du vitellus, qui est beaucoup plus grande que chez l'*Oniscus*, n'est pas renfermée dans des cellules vitellines définies, mais l'hypoblaste est représenté par 1° deux masses solides de cellules, dérivées en apparence de la couche interne du blastoderme, qui sont l'origine du foie, et 2° par une membrane renfermant des noyaux qui entoure le vitellus.

Les deux masses hépatiques sont situées à la surface du vitellus, et chacune d'elles est divisée en trois courts tubes cœcaux librement ouverts dans le vitellus. Le stomodæum atteint bientôt toute sa longueur, mais le proctodæum s'étend en avant au-dessus du vitellus, jusqu'à rencontrer le stomodæum. Pendant ce temps les cœcums hépatiques se sont développés en trois grands tubes remplis de liquides et pourvus d'une paroi musculaire. Ils sont maintenant situés au-dessus du vitellus et ne communiquent plus directement avec le sac vitellin, mais s'ouvrent avec ce sac au point d'union du stomodæum et du proctodæum. Le sac vitellin du *Cymothoa* représente, sans aucun doute, une partie du mésentéron, mais aucun fait ne montre qu'une partie du proctodæum apparent le représente aussi, quoique le fait, soit tout à fait possible. Les relations du sac vitellin et des diverticules hépatiques chez le *Cymothoa* paraissent être les mêmes chez l'*Asellus* et probablement la plupart des Isopodes.

Les différences entre les Décapodes et les Isopodes dans le développement du mésentéron ne sont pas sans importance, mais elle doivent probablement s'expliquer par la quantité relativement plus considérable du vitellus nutritif dans les derniers. Le vitellus solide des Isopodes représente, dans cette hypothèse, le mésentéron primitif des Décapodes après que le vitellus a été absorbé par les cellules hypoblastiques. Partant de ce point, nous trouvons que dans les deux groupes les parties latérales du mésentéron deviennent le foie. Chez les Décapodes, la partie moyenne se transforme directement en l'intestin moyen, la différenciation commençant en arrière pour se continuer en avant. Chez les Isopodes, le mésentéron n'ayant pas de cavité distincte, sa différenciation qui procède vers l'avant, comme chez les Décapodes, apparaît simplement comme un prolongement en avant du proctodæum, les cellules qui forment ce prolongement dérivant probablement du vitellus. Chez le

Cymothoa, le vitellus nutritif est si abondant qu'un sac vitellin spécial se développe pour le contenir, et n'est complètement résorbé que quelque temps après que le canal digestif a pris la forme d'un tube continu. Les parois de ce sac vitellin représentent morphologiquement une partie du mésentéron spécialement développée.

Ouvrages généraux.

(447) C. Spence Bate. Report on the present state of our knowledge of the Crustacea. (*Report of the British Association for* 1878).

(448) C. Claus. *Untersuchungen zur Erforschung der gencalogischen Grundlage des Crustaceen-Systems*. Wien, 1876.

(449) A. Dohrn. Geschichte des Krebsstammes (*Jenaische Zeitschrift*, VI. 1871).

(450) A. Gerstaecker. *Bronn's Thierreich*, V. Arthropoda, 1866.

(451) Th. H. Huxley. *The Anatomy of Invertebrated Animals*. Londres, 1877.

(452) Fritz Müller. *Für Darwin*, 1864. Trad. angl., *Facts for Darwin*. Londres, 1869.

Branchiopodes,

(453) Brauer. Vorläufige Mittheilung über die Entwicklung u. Lebensweise des *Lepidurus* (*Apus*) *productus* (*Sitz. der Ak. d. Wiss. Wien*, LXIX. 1874).

(454) C. Claus. Zur Kenntniss d. Baues u. d. Entwicklung von *Branchipus stagnalis* u. *Apus cancriformis* (*Abh. d. könig. Gesell. der Wiss. Göttingen*, XVIII. 1873).

(455) C. Grobben. Zur Entwicklungsgeschichte d. *Moina rectirostris* (*Arbeit. a. d. zoologisch. Institute Wien*, II. 1879).

(456) E. Grube. Bemerkungen, über die Phyllopoden nebst einer Uebersicht, etc. (*Archiv f. Naturgeschichte*, XIX. 1853).

(457) N. Joly. Histoire d'un petit Crustacé (*Artemia salina*, Leach), etc. (*Annales d. Sciences Natur.*, 2e sér., XIII. 1840.)

(458) N. Joly. Recherches zoologiques, anatomiques et physiologiques sur l'*Isaura cycladoides* (*Estheria*), nouveau genre etc. (*Annales d. Sciences Nat.*, 2e sér., XVII. 1842.)

(459) Lereboullet. Observations sur la génération et le développement de la *Limnadia* de Hermann (*Annales d. Sciences Natur.*, 5e sér., V. 1866).

(460) F. Leydig. Ueber *Artemia salina* u. *Branchipus stagnalis* (*Zeit. f. wiss. Zool.*, III. 1851).

(461) G. O. Sars. Om en dimorph Udvikling samt Generationsvexel hos *Leptodora* (*Vidensk. Selskab. Forhand*, 1873).

(462) G. Zaddach. *De apodis cancriformis Schaeff. anatome et historia evolutionis. Dissertatio inauguralis zootomica*. Bonnæ, 1841.

Nébaliadés.

(463) C. Claus. Ueber den Bau u. die systematische Stellung von *Nebalia* (*Zeit. f. wiss. Zool.*, XXII. 1872).

(464) E. Metschnikoff. *Development de la Nebalia* (en russe). 1868.

Schizopodes.

(465) E. van Beneden. Recherches sur l'Embryogénie des Crustacés. II. Développement des Mysis (*Bullet. de l'Académie roy. de Belgique*, 2e sér., XXVIII. 1869).

(466) C. Claus. Ueber einige Schizopoden u. niedere Malakostraken (*Zeit. f. wiss. Zool.*, XIII. 1863).

(467) A. Dohrn. Untersuchungen üb. Bau u. Entwicklung d. Arthropoden (*Zeit. f. wiss. Zool.*, XXI. p. 375, 1871). (zoé de *Penaus*, larve d'*Euphausia*).

(468) E. Metschnikoff. Ueber ein Larvenstadium von *Euphausia* (*Zeit. für wiss. Zool.*, XIX. 1869).

(469) E. Metschnikoff. Ueber den Naupliuszustand von *Euphausia* (*Zeit. f. wiss. Zool.*, XXI. 1871).

Décapodes.

(470) Spence Bate. On the development of Decapod Crustacea (*Phil. Trans.* 1858).

(471) Spence Bate. On the development of *Pagurus* (*Ann. and Mag. Nat. History*, 4e sér., II. 1868).

(472) N. Bobretzky. *Development de l'Astacus et du Palæmon.* Kiew, 1873. (En russe.)

(473) C. Claus. Zur Kenntniss d. Malakostrakenlarven. (*Würzb. naturw. Zeitschrift*, 1861).

(474) R. Q. Couch. On the Metamorphosis of the Decapod Crustaceans. (*Report Cornwall Polyt. Society*, 1848).

(475) Di Cane. On the Metamorphosis of Crustacea (*Ann. and Mag. of Nat. History*, 1839).

(476) Walter Faxon. On the development of *Palæmonetes vulgaris* (*Bull. of the Mus. of Comp. Anat. Harvard, Cambridge, Mass.*, V. 1879).

(477) A. Dohrn. Untersuchungen üb. Bau u. Entwicklung d. Arthropoden. Zur Entwicklungsgeschichte der Panzerkrebse, *Scyllarus Palinurus* (*Zeit. f. wiss. Zool.*, XIX. 1870).

(478) A. Dohrn. Untersuchungen üb. Bau u. Entwicklung d. Arthropoden. Erster Beitrag z. Kenntniss d. Malacostraken u. ihrer Larven *Amphion Reynaudi*, *Lophogaster*, *Portunus*, *Porcellanus*, *Elaphocaris* (*Zeit. f. wiss. Zool.*, XX. 1870).

(479) A. Dohrn. Untersuchungen üb. Bau u. Entwicklung d. Arthropoden. Zweiter Beitrag, etc. (*Zeit. f. wiss. Zool.*, XXI. 1871).

(480) N. Joly. Sur la *Caridina Desmaresti* (*Ann. Scien. Nat.*, 2e sér. XIX. 1843).

(481) Lereboullet. Recherches d'embryologie comparée sur le développement du Brochet, de la Perche et de l'Écrevisse (*Mém. Savants Étrang. Paris*, XVII. 1862).

(482) P. Mayer. Zur Entwicklungsgeschicht d. Dekapoden (*Jenaische Zeitschrift*, XI. 1877).

(483) Fritz Müller. Die Verwandlung der *Porcellana* (*Archiv f. Naturgeschichte*, 1862).

(484) Fritz Müller. Die Verwandlungen d. Garneelen (*Archiv f. Naturgeschichte*. XXIX.).

(485) Fritz Müller. Ueber die Nauplinsbrut d. Garneelen (*Zeit. f. wiss. Zool.*, XXX. 1878).

(486) T. J. Parker. An account of Reichenbach's researches on the early development of the Fresh-water Crayfish (*Quart. J. of Micr. Science*, XVIII. 1878).

(487) H. Rathke. *Ueber die Bildung u. Entwicklung d. Flusskrebses.* Leipzig, 1829.

(488) H. Reichenbach. Die Embryoanlage u. erste Entwicklung d. Flusskrebses (*Zeit. f. wiss. Zool.*, XXIX, 1877).

(489) F. Richters. Ein Beitrag zur Entwicklungsgeschichte d. Loricaten (*Zeit. f. wiss. Zool.*, XXIII. 1873).

(490) G. O. Sars. Om Hummers postembryonale Udvikling. (*Vidensk. Selsk. Forh.* Christiania, 1874).

(491) Sidney J. Smith. The early stages of the American Lobster (*Trans. of the Connecticut Acad. of Arts and Sciences*, II, part. 2. 1873).

(492) R. v. Willemoes Suhm. Preliminary note on the development of some pelagic Decapoda (*Proc. of Royal Society*, 1876).

Stomatopodes.

(493) W. K. Brooks. On the larval stages of *Squilla empusa* (*Chesapeake Zoological Laboratory, Scientific results of the Session of* 1878. Baltimore, 1879).

(494) C. Claus. Die Metamorphose der Squilliden (*Abhand. der königl. Gesell. der Wiss. zu Göttingen*, 1871).

(495) Fr. Müller. Bruchstück a. der Entwicklungsgeschichte d. Maulfüsser I und II (*Archiv f. Naturgeschichte*, XXVIII. 1862, and XXIX. 1863).

Cumacés.

(496) A. Dohrn. Ueber den Bau u. Entwicklung d. Cumaceen (*Jenaische Zeitschrift.*, V. 1870).

Isopodes.

(497) E. van Beneden. Recherches sur l'Embryogénie des Crustacés. I. *Asellus aquaticus* (*Bull. de l'Acad. roy. de Belgique*, 2e sér., XXVIII, n° 7. 1869).

(498) N. Bobretzky. Zur Embryologie des *Oniscus murarius* (*Zeit. f. wiss. Zool.*, XXIV. 1874).

(499) J. F. Bullar. On the development of the parasitic Isopoda (*Phil. Trans.*, part. II, 1878).

(500) A. Dohrn. Die embryonale Entwicklung des *Asellus aquaticus* (*Zeit. f. wiss. Zool.*, XVII. 1867).

(501) H. Rathke *Untersuchungen über die Bildung und Entwicklung der Wasser-Assel.* Leipzig, 1832.

(502) H. Rathke. *Zur Morphologie. Reisebemerkungen aus Taurien.* Riga u. Leipzig, 1837. (*Bopyrus*, *Idothea*, *Ligia*, *Ianira*.)

Amphipodes.

(503) Ed. van Beneden et E. Bessels. Mémoire sur la formation du blastoderme chez les Amphipodes, les Lernéens et les Copépodes (*Classe des Sciences de l'Acad. roy. de Belgique*, XXXIV. 1868).

(504) De la Valette Saint-George. Studien über die Entwicklung der Amphipoden (*Abhand. d. naturfor. Gesell. zu Halle*, V. 1860).

Copépodes.

(505) E. van Beneden et E. Bessels. Mémoire sur la formation du blastoderme chez les Amphipodes, les Lernéens et les Copépodes (*Classe des Sciences de l'Acad. roy. de Belgique*, XXXIV, 1868).

(506) E. van Beneden. Recherches sur l'Embryogénie des Crustacés IV. *Anchorella*, *Lernæopoda*, *Branchiella*, *Ilessia* (*Bull. de l'Acad. roy. de Belgique*, 2e sér., XXIX. 1870).

(507) C. Claus. *Zur Anatomie u. Entwicklungsgeschichte d. Copepoden.*

(508) C. Claus. Untersuchungen über die Organisation u. Verwandschaft d. Copepoden. (*Würzburger naturwiss. Zeitschrift*, III. 1862).

(509) C. Claus. Ueber den Bau u. d. Entwicklung von *Achtheres percarum* (*Zeit. f. wiss. Zool.*, XI. 1862).

(510) C. Claus. *Die freilebenden Copepoden mit besonderer Berücksichtigung der Fauna Deutschlands, der Nordsee u. des Mittelmeeres.* Leipzig, 1863.

(511) C. Claus. Ueber d. Entwicklung, Organisation u. systematische Stellung d. Argulidæ (*Zeit. f. wiss. Zool.*, XXV. 1875).

(512) P. P. C. Hoeck. Zur Entwicklungsgeschichte d. Entomostracen (*Niederländisches Archiv*, IV. 1877).

(513) Nordmann. *Mikrographische Beiträge zur Naturgeschichte der wirbellosen Thiere.* 2e sér., 1832.

(514) Salensky. *Sphæronella Leuckartii* (*Archiv f. Naturgeschichte*, 1868).

(515) F. Vejdovsky. Untersuchungen üb. d. Anat. u. Metamorph. v. *Tracheliastes polycolpus* (*Zeit. f. wiss. Zool.*, XXIX. 1877).

Cirripèdes.

(516) C. Spence Bate. On the development of the Cirripedia (*Annals and Mag. of Natur. History*. 2e sér., VIII. 1851).

(517) E. van Beneden. Développement des Sacculines (*Bull. de l'Acad. roy. de Belg.* 1870).

(518) C. Claus. *Die Cypris-ähnliche Larve der Cirripedien.* Marburg, 1869.

(519) C. Darwin. *A monograph of the sub-class Cirripedia* (Ray Society, 1851-4).

(520) A. Dohrn. Untersuchungen über Bau u. Entwicklung d. Arthropoden. IX. Eine neue Naupliusform (*Archizoëa gigas*) (*Zeit. f. wiss. Zool.*, XX. 1870).

(521) P. P. C. Hoek. Zur Entwicklungsgeschichte der Entomostraken. I. Embryologie von *Balanus* (*Niederländisches Archiv für Zoologie*, III. 1876-7).

(522) R. Kossmann. Suctoria u. Lepadidæ (*Arbeiten a. d. zool.-zoot. Institute d. Univer. Würzb.*, I. 1873).

(523) Aug. Krohn. Beobachtungen über die Entwicklung der Cirripedien. (*Wiegmann's Archiv für Naturgesch.*, XXVI. 1860).

(524) E. Metschnikoff (*Sitzungsberichte d. Versammlung deutscher Naturforscher zu Hannover*, 1865 (*Balanus balanoïdes*).

(525) Fritz Müller. Die Rhizocephalen (*Archiv f. Naturgesehiehte*, 1862-3).

(526) F. C. Noll. *Kochlorine hamata*, ein bohrendes Cirriped (*Zeit. f. wiss. Zool.*, XXV. 1875).

(527) A. Pagenstecher. Beiträge zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte von *Lepas pectinata* (*Zeit. f. wiss. Zool.*, XIII. 1863).

(528) J. V. Thompson (*Zoological Researches and Illustrations* I, part. I. Memoir IV. On the Cirripedes or Barnacles. Cork, 1830).

(529) J. V. Thompson. Discovery of the Metamorphosis in the second type of the Cirripedes, viz. the Lepades completing the natural history of these singular animals, and confirming their affinity with the Crustacea (*Phil. Trans.*, part. XI. 1835).

(530) R. von Willemoes Suhm. On the development of *Lepas fascicularis* (*Phil. Trans.*, CLXVI. 1876).

Ostracodes.

(531) C. Claus. Zur naheren Kenntiss der Jugendformen von *Cypris ovum* (*Zeit. f. wiss. Zool.*, XV. 1865).

(532) C. Claus. Beitrage zur Kenntniss d. Ostracoden. Entwicklungsgeschichte von *Cypris ovum* (*Schriften d. Gesell. zur Beförderung d. gesamm. Naturwiss. zu Marburg*, IX. 1868).

CHAPITRE XIX

PŒCILOPODES, PYCNOGONIDES, TARDIGRADES ET LINGUATULIDES. — SOMMAIRE COMPARATIF DU DÉVELOPPEMENT DES ARTHROPODES.

Les groupes étudiés dans ce chapitre appartiennent incontestablement aux Arthropodes; mais ils n'ont pas d'affinités rapprochées entre eux, et il est encore incertain auquel des phylums principaux on doit les réunir. Il est possible que tous soient des rameaux du phylum des Arachnides.

PŒCILOPODES.

Le développement de la Limule a été étudié par Dohrn (n° 333) et Packard (n° 334). Les œufs sont pondus dans le sable près de la limite des marées. Ils sont enveloppés d'un épais chorion formé de plusieurs couches, et (dans les derniers stades du développement au moins) il y a en dedans du chorion une membrane qui montre des indications nettes de contours cellulaires (1).

La segmentation est centrolécithe et aboutit à la formation d'un blastoderme entourant une masse vitelline centrale. Puis il se forme une plaque ventrale plus épaisse dans la région où l'abdomen doit se développer. Bientôt, dans la région céphalique, on observe l'indication vague de six segments dont les extrémités développent des appendices proéminents. Ces appendices sont au nombre de six paires dont les dimensions augmentent d'avant en arrière. Un stomodæum (*m*) s'établit en ce moment, *il est placé nettement en avant de la paire antérieure d'appendices* (2).

Dans le cours des quelques jours qui suivent, les deux premiers appendices de la région abdominale se développent (voy. la fig. 264, C, qui montre ces appendices à un stade plus avancé) et par leur forme et leur direction diffèrent beaucoup de ceux du céphalo-thorax. Ces derniers se recourbent au milieu de leur longueur de telle manière que leurs extrémités se dirigent vers la ligne médiane (fig. 264, B). Le corps de l'embryon (fig. 264, B) est alors distinctement divisé en deux régions, la région céphalo-thoracique en avant, et la région abdominale en arrière, l'une et l'autre divisées en segments.

(1) La nature de la membrane interne est obscure. Packard croit qu'elle est rejetée après la formation des membres et *qu'elle est équivalente à l'amnios des Insectes;* Dohrn au contraire la considère comme un produit des cellules du follicule.

(2) Dohrn ne trouve d'abord que cinq appendices, mais pense que le sixième (antérieur) peut lui avoir échappé quoique existant.

Autour du bord de la plaque ventrale, on voit un bourrelet distinct, rudiment du bouclier céphalo-thoracique.

Dans la suite du développement de l'embryon, le chorion se détache et est rejeté, l'embryon reste enfermé dans la membrane interne. L'embryon a une courbure ventrale marquée et la région abdominale se développe considérablement et forme une sorte de calotte à l'extrémité postérieure, tandis

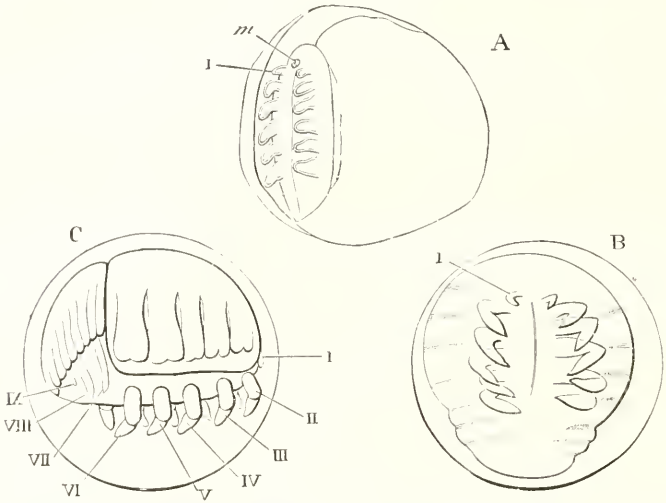


Fig. 264. — Trois stades du développement du *Limulus polyphemus* (un peu modifié d'après Packard) (*).

que son côté dorsal convexe se divise en segments (fig. 264, C). Ces segments, d'après Dohrn, sont au nombre de sept, mais Packard en compte neuf dont le dernier forme le rudiment de l'épine caudale.

Dans la région thoracique, le système nerveux est, à ce stade, constitué par une chaîne ganglionnaire (Dohrn) qui ne ressemble pas au singulier collier œsophagien de l'adulte. La bouche, d'après Dohrn, est située entre les pattes de la seconde paire, de sorte que si les descriptions que nous possédons sont exactes, elle doit avoir, à ce stade, changé de position par rapport aux appendices. Entre le thorax et l'abdomen sont apparues deux papilles qui forment ce que l'on appelle la lèvre inférieure de l'adulte ; mais leur position et leur développement tardif permettent difficilement de les considérer comme des appendices. Dans le cours des transformations ultérieures, toutes les parties deviennent plus distinctes, et la membrane qui enveloppe la larve est extrêmement distendue (fig. 265, A). Les rudiments des yeux composés se forment sur le troisième (Packard) ou le quatrième (Dorhn) segment du céphalo-thorax et les yeux simples en avant, près de la ligne médiane. Les rudiments de la

(*) A, embryon dans lequel les membres thoraciques et la bouche sont développés sur la plaque ventrale. La ligne externe représente ce que Packard croit être l'amnios.

B, embryon plus avancé vu par la face ventrale.

C, embryon plus avancé immédiatement avant que le chorion se détache, vu de profil. L'abdomen acquis tous ses segments et trois paires d'appendices. — *m*, bouche. — I-IX, appendices.

branche interne des pinces des appendices céphalo-thoraciques apparaissent comme des bourgeons. Les appendices abdominaux deviennent plus aplatis, et les rudiments d'une troisième paire se montrent en arrière des deux qui existent déjà. Le cœur apparaît à la face dorsale.

Une mue a alors lieu et, au stade suivant, les membres se sont beaucoup rapprochés de leur forme adulte (fig. 265, A). Les appendices céphalo-thoraciques deviennent complètement articulés ; les deux appendices abdominaux antérieurs (VII) se sont rapprochés et commencent à ressembler à l'opercule de l'adulte ; sur la seconde paire il se forme une petite branche interne. La segmentation du céphalo-thorax, maintenant bombé, devient moins nette, quoique encore indiquée par la disposition des masses vitellines qui forment les futurs diverticules hépatiques.

Peu après ce stade, l'embryon éclôt et vers le moment de l'éclosion prend une forme (fig. 265, B) dans laquelle il présente, comme l'ont remarqué Dohrn et Packard, la ressemblance la plus frappante avec un Trilobite.

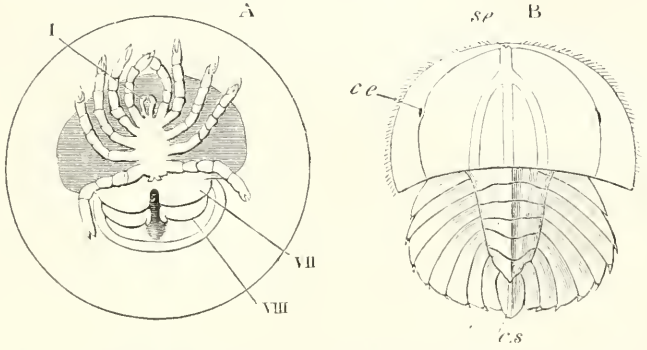


Fig. 265. — Deux stades du développement du *Limulus polyphemus* (d'après Dohrn) (*).

Vu par la face dorsale (fig. 265, B), il est divisé en deux régions distinctes, la région céphalo-thoracique en avant et la région abdominale en arrière. La région céphalo-thoracique est devenue beaucoup plus plate et plus large, a perdu toute trace de sa segmentation primitive et est distinctement trilobée. Le lobe central forme une carène bien marquée et sur la ligne d'insertion du rebord saillant de lobes latéraux sont situées les deux paires d'yeux (*se* et *ce*). La région abdominale est aussi distinctement trilobée et divisée en neuf segments, le dernier qui est simplement formé par une portion médiane est le rudiment de l'épine caudale. Les bords des segments du second au septième sont armés d'une épine. Les transformations des appendices ne sont pas très considérables. Ceux de la paire antérieure se rencontrent presque sur la ligne médiane en avant de la bouche qui est complètement recouverte par une lèvre supérieure. Chaque appendice abdominal de la seconde paire est pourvu de quatre lamelles branchiales attachées près de sa base.

(*) A, embryon avancé enveloppé dans la membrane interne distendue, peu avant l'éclosion, vu par la face ventrale.

B, embryon plus avancé au stade trilobite, vu par la face dorsale. — I, VII, VIII, appendices des première, septième et huitième paires. — *c.s*, épine caudale. — *se*, œil simple. — *ce*, œil composé.

Trois semaines après l'éclosion a lieu une mue et la larve passe d'une forme trilobite à une forme limuloïde. La segmentation de l'abdomen est devenue beaucoup moins apparente et cette partie de l'embryon ressemble beaucoup à sa forme permanente. L'épine caudale est plus longue, mais est encore relativement courte. Il se développe une quatrième paire d'appendices abdominaux et ceux de la première paire sont en partie soudés, tandis que ceux de la seconde et de la troisième paire sont devenus articulés, leur branche externe étant divisée en quatre et leur branche interne en trois articles. Des lamelles branchiales additionnelles attachées aux deux articles basilaires des seconds et troisièmes appendices abdominaux ont fait leur apparition.

Les changements ultérieurs sont de peu d'importance. Ils s'effectuent dans une série de mues successives. Les jeunes larves nagent activement à la surface de la mer.

Notre connaissance imparfaite, sous beaucoup de rapports, du développement de la Limule ne suffit pas à montrer si elle a plus d'affinités avec les Crustacés qu'avec les Arachnides ou si elle forme un phylum indépendant.

Les caractères un peu crustacéens des pattes abdominales biramées, etc., ne peuvent se nier, mais en même temps les caractères de l'embryon me paraissent être décidément plus voisins de ceux des Arachnides que des Crustacés. L'embryon, lorsque les appendices commencent à se former, a un faciès nettement arachnidien. On se souvient que les membres au moment de leur formation sont tous *post-oraux*. Ils ressemblent sous ce rapport aux membres des Arachnides et il semble probable que la paire antérieure est équivalente aux chélicères des Arachnides qui, comme on l'a vu dans un chapitre antérieur, sont réellement des appendices post-oraux nullement homologues aux antennes (1).

Les six appendices thoraciques peuvent ainsi être comparés aux six appendices des Arachnides auxquels ils ressemblent par leurs relations avec la bouche, leurs lames basilaires tranchantes, etc.

L'existence d'appendices abdominaux en arrière des six céphalo-thoraciques n'est pas un argument contre les affinités arachnidiennes de la Limule, puisque chez les Arachnides il existe toujours des appendices abdominaux rudimentaires chez l'embryon. Le caractère des appendices abdominaux est probablement adapté d'une manière secondaire à une respiration aquatique puisqu'il est vraisemblable (pour les raisons déjà exposées à propos des Trachéates) que si la Limule a des affinités avec la souche des Trachéates elle descend de formes à respiration aérienne et a acquis un mode de respiration aquatique. L'anastomose des deux moitiés des glandes génitales est un caractère arachnidien et la position des orifices génitaux chez la Limule se rapproche plus de ce qui est chez le Scorpion que chez les Crustacés.

Une étude plus complète du développement jetterait très probablement une nouvelle lumière sur les affinités de la Limule, et si l'opinion de Packard sur la nature de la membrane interne de l'œuf était confirmée, cela apporterait un argument puissant à l'appui des affinités arachnidiennes de la Limule.

(1) Dohrn croit avoir réussi à montrer que la première paire d'appendices de la Limule est innervée chez l'embryon par les ganglions sus-œsophagiens. Ses observations ne me paraissent pas concluantes et, étant donné ce que nous savons du développement des Arachnides, l'innervation de ces appendices chez l'adulte ne peut avoir d'importance morphologique.

(533) A. Dohrn. Untersuch. üb. Bau u. Entwick. d. Arthropoden (*Limulus polyphemus*) (*Jenaische Zeitschrift*, VI. 1871).

(534) A. S. Packard. The development of *Limulus polyphemus* (*Mem. Boston Soc. Nat. History*, II. 1872).

PYCNOGONIDES.

Les embryons pendant les premières phases de leur développement sont toujours portés par le mâle dans des sacs attachés à une paire d'appendices (la troisième) spécialement développée pour ce rôle. La segmentation de l'œuf est complète (1) et dans la plupart des formes, il se développe dans la coque de l'œuf une larve pourvue de trois paires d'appendices bi-articulés et d'un rostre placé entre ceux de la paire antérieure.

Nous prendrons pour type l'*Achelia levis* étudiée par Dohrn (n° 536).

La larve de l'*Achelia* lorsqu'elle éclôt présente les trois paires d'appendices typiques. Les premiers sont terminés en pince et les deux autres paires portent des griffes (2). Dohrn dit s'être assuré que l'antérieure des trois paires

(1) Et du type centrolécithe (Hoek) (*Trad.*).

(2) Hoek (*a*) donne à cette forme larvaire qui caractérise le groupe des Pycnogonides tout entier le nom de *Protonymphon*.

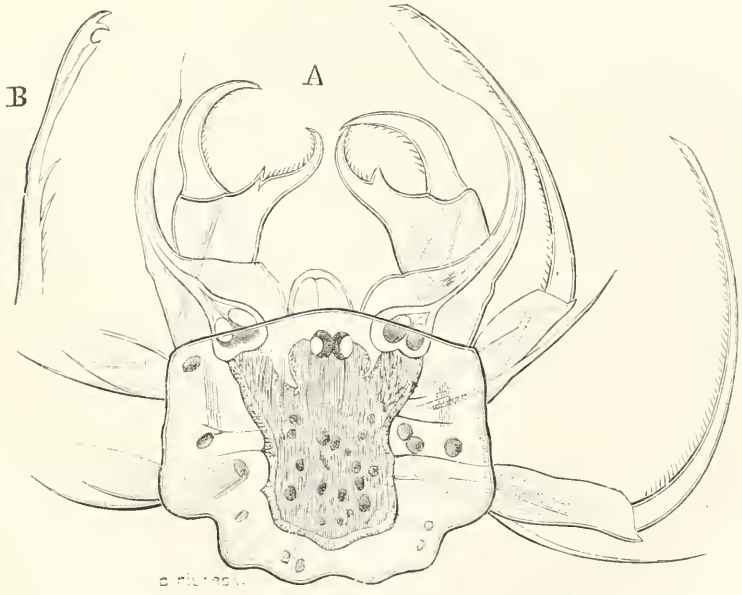


Fig. 266 (*).

Le Protonymphon (fig. 266, A) présente un corps de forme globuleuse ou carrée, sans

(*a*) Hoek, Nouvelles études sur les Pycogonides (*Arch. de Zool. exp. IX*, 1881). Report on the Pycnogonida of the Challenger 1881.

(*) Larve protonymphon d'*Ammothea longipes*. — B. extrémité d'une des griffes des pattes de la même (d'après Hoek).

d'appendices est innervée par les ganglions sus-œsophagiens et les deux postérieures par des nerfs séparés provenant de deux ganglions ventraux imparfaitement unis. La larve est pourvue d'un œil médian formé de deux taches pigmentaires fusionnées et d'un estomac simple.

La transformation graduelle de la larve en adulte s'effectue par l'allongement de l'extrémité postérieure du corps en une papille et la formation plus tard en ce point de l'anus; tandis que sur les deux côtés de la papille anale font leur apparition les rudiments d'une nouvelle paire d'appendices, la première paire de pattes ambulatoires de l'adulte. Les trois autres paires se forment successivement comme des bourgeons latéraux et leur développement s'achève en une série de mues successives. A mesure qu'ils se forment, l'estomac envoie des cœcums dans leur intérieur. Un ganglion spécial apparaît pour chacun d'eux. Pendant ces phénomènes, les trois paires d'appendices larvaires se réduisent considérablement. La première paire devient simplement plus petite; la seconde perd sa griffe et la troisième se réduit à un simple moignon. Chez l'adulte, la seconde paire d'appendices grandit de nouveau et forme les palpes tandis que la troisième paire se développe chez le mâle en les appendices ovigères et avorte chez la femelle. La première paire forme les appendices parallèles au rostre que l'on appelle tantôt pédipalpes, tantôt antennes.

La papille anale est un abdomen rudimentaire et, comme Dohrn l'a montré, contient des rudiments de deux paires de ganglions.

Les larves du *Phoxichilidium* sont parasites sur divers Hydrozoaires (Hydractinie, etc.). Après l'éclosion elles rampent dans la colonie d'Hydractinie. Elles sont d'abord pourvues des trois paires normales d'appendices larvaires; les deux postérieures sont bientôt rejetées et la partie postérieure du tronc avec les quatre appendices ambulatoires qui lui appartiennent se développe graduellement en une série de mues. Les pattes à l'exception de la dernière paire sont complètement formées à la première mue après l'éclosion de la larve. Dans le genre *Pallene*, la métamorphose est abrégée et les jeunes éclosent avec tous les appendices.

La position des Pycnogonides n'est pas encore établie d'une manière satisfaisante. La larve hexapode n'a aucun des traits caractéristiques du Nauplius excepté la présence du même nombre d'appendices.

Le nombre (7) des appendices des Pycnogonides ne coïncide pas avec celui

abdomen différencié, portant trois paires d'appendices *uniramés* et une petite trompe conique implantée à la face ventrale entre la première et la deuxième paires d'appendices. Les appendices de la première paire, plus forts que les autres et dirigés en avant, sont formés de deux articles et terminés en pince, les deux autres paires d'appendices également bi-articulés, se terminent en une griffe qui chez le *Phoxichilidium femoratum* est remplacée par un long filament. Le premier article des appendices de la première paire renferme presque toujours des glandes décrites pour la première fois par Dohrn et qui ont pour rôle de sécréter un ou deux filaments à l'aide desquels le jeune s'attache aux pattes ovigères du parent. Cette glande manque dans le genre *Phoxichilidium* et le jeune se fixe par les prolongements des deux dernières paires d'appendices. L'article basilaire des deux autres paires d'appendices, est presque toujours armé d'une forte épine. La région frontale présente d'ordinaire une ou deux taches pigmentaires et deux filaments tactiles (?).

Dans certains types le développement est abrégé et le stade Protonymphon est traversé dans l'œuf (*Nymphon hirtipes*, etc.) (*Trad.*).

des Arachnides. Au contraire, la présence d'appendices terminés en pince et innervés chez l'adulte par les ganglions sus-œsophagiens indique plutôt un phylum commun pour les Pycnogonides et les Arachnides quoique, comme on l'a vu plus haut (p. 426), tous les appendices de l'embryon des Arachnides soient innervés par les ganglions post-oraux. L'innervation de ces appendices chez les larves des Pycnogonides demande de nouvelles investigations. La paire supplémentaire d'appendices dans ce groupe n'est pas un argument contre cette parenté puisque les embryons de la plupart des Arachnides possèdent quatre paires supplémentaires de ce genre. Les deux groupes ont dû sans aucun doute diverger de très bonne heure.

(535) G. Cavanna. Studie e ricerche sui Picnogonidi. (*Pubblicazioni del R. Instituto di Studi superiori in Firenze*, 1877.)

(536) An. Dohrn. Ueber Entwicklung u. Bau d. Pycnogoniden (*Jenaische Zeitschrift*, V. 1870) et Neue Untersuchungen üb. Pycnogoniden (*Mittheil. a. d. zoologischen Station zu Neapel*, I. 1878).

(537) G. Hodge. Observations on a species of *Pycnogon*, etc. (*Annal. and Mag. of Nat. Hist.*, IX. 1862).

(538) C. Semper. Ueber Pycnogoniden u. ihre in Hydroiden schmarotzenden Larvenformen (*Arbeiten a. d. zool.-zoot. Instit. Würzburg*, I. 1874).

PENTASTOMIDES.

Le développement et la métamorphose du *Pentastomum tœnioïdes* ont été complètement suivis par Leuckart (n° 540) et nous serviront de type pour le groupe.

A l'état sexué, il habite les cavités nasales du Chien. Les premiers phénomènes du développement embryonnaire s'effectuent pendant que l'œuf descend dans l'utérus. La segmentation paraît être complète et donne naissance à une masse ovale dans laquelle il est difficile de distinguer des cellules séparées. Cette masse se différencie peu à peu en un embryon caractéristique divisé en queue et tronc. La queue est appliquée à la face ventrale du tronc, et sur celui-ci naissent deux paires d'appendices en forme de moignons non segmentés pourvus chacun d'une paire de griffes. A l'extrémité antérieure du corps se forme la bouche avec une épine ventrale et un crochet latéral qui sont peut-être des pièces buccales dégénérées. L'épine joue le rôle d'appareil perforant et il se forme à l'extrémité de la queue un appareil de même fonction. Il apparaît alors une cuticule larvaire qui bientôt se détache de l'embryon excepté à la face dorsale où elle reste fortement adhérente à une papille particulière. Cette papille finit par se diviser en deux parties dont l'une reste attachée à la cuticule, tandis que celle qui ne se sépare pas de l'embryon forme une croix saillante placée dans une dépression cupuliforme. La formation tout entière a été comparée, sans motifs suffisants, à l'organe dorsal des Crustacés.

Les œufs renfermant les embryons à l'état qui vient d'être décrit sont rejetés avec le mucus nasal et s'ils arrivent dans le tube digestif d'un Lapin ou d'un Lièvre, les embryons y sont mis en liberté par l'action du suc gastrique. Du tube digestif de leur nouvel hôte, ils émigrent dans ses poumons ou dans son foie. Là ils s'enveloppent d'un kyste dans l'intérieur duquel ils subissent

une métamorphose très remarquable. Ils sont cependant si petits et si délicats que Leuckart n'a pu élucider leur structure que huit semaines après leur absorption. A cette période, ce sont des organismes de forme irréguière qui ne ressemblent que de très loin aux premiers embryons. Ils ne possèdent plus leurs appendices primitifs, mais le tube digestif est maintenant distinctement différencié. Les restes de deux cuticules dans le kyste semblent indiquer que ces changements se sont effectués en deux mues.

Les divers organes de la forme larvaire appelée *Pentastomum denticulatum* continuent à se différencier dans le cours d'une série de mues. Après la première (= troisième) mue, le collier œsophagien et les organes génitaux non différenciés sexuellement sont développés. A la quatrième (= sixième), les deux paires de crochets de l'adulte sont formés dans des poches qui sont apparues à un stade moins avancé et le corps prend un caractère annelé. A une période un peu antérieure, les rudiments des organes génitaux externes indiquent le sexe de la larve.

Après une série de nouvelles mues qui s'achèvent en environ six mois après l'introduction des embryons dans l'hôte intermédiaire, la larve atteint son développement complet et prend une forme dans laquelle elle a longtemps été appelée *Pentastomum denticulatum*. Elle sort alors de son kyste et commence à se mouvoir. Elle est prête à être introduite dans son hôte final, sinon elle peut s'enkyster de nouveau.

Si la partie d'un Lapin ou d'un Lièvre infectée par le *Pentastomum denticulatum* est mangée par un Chien ou par un Loup, le parasite pénètre dans les cavités nasales de celui-ci et après de nouveaux changements de cuticule devient un *Pentastomum tænioïdes* sexué et complètement développé qui ne diffère que très peu du *P. denticulatum*.

Dans leurs caractères généraux, les migrations du *Pentastomum* ressemblent à celles des Cestodes.

L'anatomie interne de l'adulte aussi bien que les caractères de la larve pourvue de deux paires d'appendices armés de griffes sont peut-être suffisants pour nous autoriser à ranger les Pentastomides parmi les Arthropodes, bien qu'il soit difficile de montrer qu'ils n'ont pas leur place avec une forme telle que le *Myzostomum* (Voy. p. 346). Il ne paraît pas y avoir de raisons suffisantes pour justifier leur association aux Acariens parmi les Arachnides. Si en réalité les anneaux du corps des Pentastomides doivent être considérés comme indiquant une véritable segmentation il est évident que les Pentastomides ne peuvent être placés à côté des Acariens.

(539) P. J. van Beneden. Recherches s. l'organisation et le développement d. Linguatules (*Ann. d. Scien. nat.*, 3e sér. XI).

(540) R. Leuckart. *Bau u. Entwitklungsgeschichte d. Pentastomen.* Leipzig et Heidelberg. 1860.

TARDIGRADES.

On connaît très peu de chose sur le développement des Tardigrades. Une segmentation complète et régulière est suivie (von Siebold, Kaufmann, n° 54) par l'apparition sur la face ventrale d'un sillon indiquant une flexion ventrale. Vers le moment de l'apparition de ce sillon, les cellules se divisent en un feuillet épiblastique enveloppant et une masse centrale hypoblastique.

L'armature du pharynx se forme de très bonne heure à l'extrémité antérieure et les membres apparaissent successivement d'avant en arrière.

Ces détails incomplets ne jettent aucune lumière sur la position systématique du groupe.

(541) J. Kaufmann. Ueber die Entwicklung u. systematische Stellung d. Tardigraden (*Zeit. f. wiss. Zool.*, III. 1851).

Sommaire du développement des Arthropodes.

Les nombreux caractères communs à tous les Arthropodes ont conduit les naturalistes à les réunir en un phylum commun, mais les dernières recherches sur la généalogie des Trachéates, et des Crustacés, tendent à jeter des doutes sur cette conclusion; et il n'y a pas pour le moment de données suffisantes pour assigner avec certitude une position déterminée aux petits groupes décrits dans ce chapitre. Il ne semble être guère douteux que les Trachéates descendent d'un type d'Annélide terrestre allié au *Peripatus*. Les affinités du *Peripatus*, avec les Trachéates sont, comme on l'a montré dans un chapitre précédent, (p. 361), très évidentes et il n'est cependant pas possible de considérer le *Peripatus* simplement comme un Trachéate dégradé, puisqu'il possède des organes nettement Annélidiens tels que les néphrides (organes segmentaires) et que sa distribution géographique montre que c'est une forme très ancienne.

Les Crustacés, d'un autre côté, descendent évidemment d'un ancêtre Phyllopodiforme qui ne peut aucunement se rattacher au *Peripatus*.

La conclusion un peu inattendue que les Arthropodes forment un double phylum est, somme toute, soutenue par l'anatomie des deux groupes. Sans essayer de prouver ce fait en détail, il est permis de faire remarquer que les appendices des Crustacés sont typiquement biramés, tandis que ceux des Trachéates ne le sont jamais, à aucun stade du développement (1), et la similitude entre les appendices de quelques-uns des Crustacés supérieurs et ceux de beaucoup de Trachéates est adaptative et ne peut fournir aucun argument en faveur de l'affinité des deux groupes.

La similitude d'un grand nombre d'organes doit s'expliquer par la descendance des deux groupes d'ancêtres Annélides communs. La similitude de l'œil composé dans les deux groupes, ne peut cependant pas s'expliquer de cette manière, et est l'une des objections les plus graves à l'hypothèse qui vient d'être exposée. Il est en outre à remarquer que l'œil du *Peripatus* (2) est construit sur un type différent, tant des

(1) Les antennes biflagellées du *Pauropus* parmi les Myriapodes peuvent à peine être considérées comme faisant exception à cette règle.

(2) J'espère montrer ce fait dans un mémoire que je prépare sur l'anatomie du *Peripatus*.

yeux simples que des yeux composés de la plupart des Arthropodes.

La conclusion que les Crustacés et les Trachéates appartiennent à deux phylums distincts est confirmée par la considération de leur développement. Ils ont, sans doute, en commun, une segmentation centrolécithe, mais, comme on l'a déjà fait remarquer, la segmentation n'est pas un guide sûr pour les affinités.

Chez les Trachéates, l'archentéron ne se forme jamais, dans l'état actuel de nos connaissances, par invagination (1), tandis que chez les Crustacés l'invagination est son mode d'origine ordinaire, et sans doute primitif.

La formation du mésoblaste chez les Trachéates est en rapport avec un épaississement médian de la plaque ventrale. La plaque mésoblastique impaire ainsi formée se divise en deux bandes, une de chaque côté de la ligne médiane.

Chez les Araignées et les Myriapodes, et probablement chez les Insectes, les deux plaques de mésoblaste se divisent ensuite en somites dont la cavité se continue dans les membres.

Chez les Crustacés, le mésoblaste dérive d'ordinaire des parois de l'invagination qui donne naissance au mésentéron. Il ne se clive pas en deux bandes distinctes, mais forme une couche de cellules éparses entre l'épiblaste et l'hypoblaste et ne se fragmente pas d'ordinaire en somites, et dans les quelques cas où des somites ont été rencontrés, ils ne ressemblent pas à ceux des Trachéates.

Le proctodæum se forme d'ordinaire chez les Crustacés avant et rarement après (2) le stomodæum. Le contraire est vrai pour les Trachéates. Chez les Crustacés, le proctodæum et le stomodæum, particulièrement le premier, sont très longs et forment d'ordinaire la plus grande partie du tube digestif, tandis que le mésentéron est d'ordinaire court.

Chez les Trachéates, le mésentéron est toujours considérable et le proctodæum est toujours court. La dérivation des tubes de Malpighi du proctodæum est commune à la plupart des Trachéates. On ne rencontre pas chez les Crustacés de semblables diverticules du proctodæum.

(1) La description de Stecker d'une invagination chez les Chilognathes ne peut pas être acceptée sans nouvelle confirmation (voy. p. 362).

(2) Il en est ainsi dans le cas du *Moina* (Grobben).

CHAPITRE XX

ÉCHINODERMES (1)

L'histoire du développement des Échinodermes, se divise naturellement en deux parties : 1° Le développement des feuillets germinatifs et des systèmes d'organes, et 2° le développement des appendices larvaires et la métamorphose.

Développement des feuillets germinatifs et des systèmes d'organes.

Le développement des systèmes d'organes ne présente pas de variations importantes dans les limites du groupe.

Holothurides. — Les Holothuriens ont été très complètement étudiés (Selenka, n° 563), et peuvent nous servir de type.

La segmentation est presque régulière, quoique dans ses dernières périodes et dans quelques cas un peu plus tôt, une différence se montre entre les pôles supérieur et inférieur de l'œuf.

A la fin de la segmentation (fig. 267, A), l'œuf a une forme presque sphérique et est constitué par une seule couche de cellules columnaires entourant une petite cavité de segmentation. Le blastoderme est un peu épaissi au pôle inférieur l'œuf subit une rotation déterminée par l'action de fins cils vibratiles.

Une invagination fait alors son apparition au pôle inférieur (fig. 264, B), et en même temps, *des cellules qui s'invaginent* il se détache des cellules amœboïdes qui doivent former le système musculaire et le tissu conjonctif. Ces cellules ont très probablement une origine bilatéralement symétrique. Ce stade représente le stade gastrula, qui est commun à tous les Échinodermes. Le sac invaginé est l'archentéron. Pendant qu'il s'accroît, un côté de l'embryon s'aplatit, et l'autre devient plus convexe. Sur le côté aplati, se forme une nouvelle invagination dont

(1)
I. **Holothurides.**
II. **Astérides.**
III. **Ophiurides.**
IV. **Échinides.**
V. **Crinoïdes.**

l'orifice devient la bouche permanente, l'orifice de la première invagination persistant comme l'anus permanent (fig. 264 A).

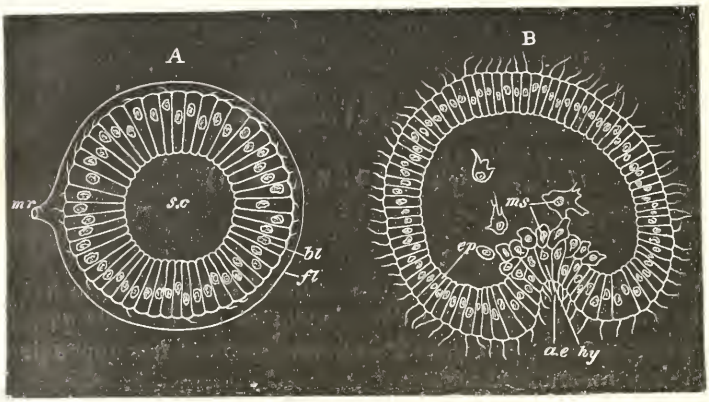


Fig. 267. — Deux stades du développement de l'*Holothuria tubulosa* vus en coupe optique (d'après Selenka) (*).

Ces changements nous permettent de donner des noms définitifs aux diverses parties de l'embryon. Il est à noter, d'abord, que l'embryon a pris une forme nettement bilatérale. Nous appellerons face ventrale la face plus ou moins concave qui s'étend de la bouche jusque près de l'anus. L'anus est situé à l'extrémité postérieure. La face convexe opposée à la face ventrale est la face dorsale qui se termine en avant en une éminence préorale arrondie.

On remarquera dans la figure 268, A, que outre l'invagination anale primitive, il existe une vésicule (*v p.*). Cette vésicule est formée directement par un étranglement de l'archentéron primitif (fig. 269, *Vpv.*), et est appelée par Selenka vésicule vaso-péritonéale. Elle donne naissance au revêtement épithélioïde de la cavité générale, et au système aquo-vasculaire de l'adulte (1). Dans les parties actuellement développées, nous avons les rudiments de tous les organes de l'adulte.

Les invaginations orale et anale (après la séparation de la vésicule vaso-péritonéale) se rejoignent et s'unissent, un étranglement indiquant leur point de jonction (fig. 268, B). La première forme la bouche et l'œsophage ; la dernière, le reste du tube digestif (2).

(1) L'origine de la vésicule vaso-péritonéale n'est pas exactement la même dans toutes les espèces. Chez l'*Holothuria tubulosa* elle se sépare de l'extrémité cœcale de l'archentéron dont le reste s'étend alors vers l'invagination orale. Chez le *Cucumaria* l'archentéron se bifurque (fig. 269) et une de ses branches forme la vésicule vaso-péritonéale et l'autre la plus grande partie du mésentéron.

(2) Il paraît y avoir quelque incertitude sur le degré où l'œsophage larvaire dérive de l'invagination stomodæale.

(*) A, stade blastophère à la fin de la segmentation. — B, stade gastrula.
mr, micropyle. — *hy*, hypoblaste. — *fl*, chorion. — *s. c*, cavité de segmentation. — *bl*, blastoderme. — *ep*, épiblaste. — *ms*, cellules amœboïdes dérivées de l'hypoblaste. — *a.e*, archentéron.

La vésicule vaso-péritonéale subit une série de phénomènes remarquables. Après s'être séparée de l'archentéron, elle se place sur le côté gauche de celui-ci, s'allonge dans une direction antéro-postérieure et dans son milieu émet un diverticulum étroit, qui rejoint la face *dorsale* du corps où il s'ouvre à l'extérieur (fig. 268, B, *p.*). Ce diverticule devient le canal madréporique et son orifice, le pore dorsal.

La vésicule vaso-péritonéale se divise ensuite en deux, une vésicule antérieure (fig. 268, B, *w. v*), de laquelle dérive l'épithélium du système aquo-vasculaire et une vésicule postérieure (fig. 268, B, *p.v.*) qui

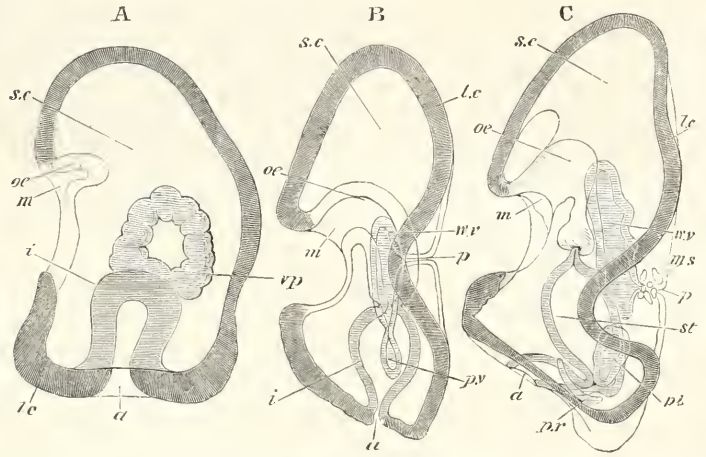


Fig 268. — Trois stades du développement de l'*Holothuria tubulosa*, vus de profil en coupe optique (d'après Selenka) (*).

donne naissance au revêtement épithélioïde de la cavité générale. La vésicule antérieure (fig. 268, C, *w. v*) devient quinque-lobée, prend une forme de fer à cheval et s'étend autour de l'œsophage (fig. 277, *w. v. r.*). Les cinq lobes forment les rudiments des prolongements du système aquo-vasculaire dans les tentacules. Les autres parties du système aquo-vasculaire se développent comme des expansions de la vésicule originelle. Cinq d'entre elles, alternant avec les diverticules primitifs, forment les cinq canaux ambulacraires qui envoient des diverticules dans les pieds ambulacraires ; un sixième donne naissance à la vésicule de Poli. Les autres parties de la vésicule originelle forment le cercle aquo-vasculaire.

Nous devons supposer que le canal madréporique finit par perdre ses rapports avec l'extérieur de façon à flotter librement dans l'inté-

(*) *m*, bouche. — *oe*, œsophage. — *st*, estomac. — *i*, intestin. — *a*, anus. — *l.c*, bande ciliée longitudinale. — *v.p*, vésicule vaso-péritonéale. — *p.v*, vésicule péritonéale. — *p.r*, vésicule péritonéale droite. — *p.l*, vésicule péritonéale gauche. — *w.v*, vésicule aquo-vaseulaire. — *p*, pore dorsal du système aquo-vasculaire. — *ms*, cellules musculaires.

rieur du corps, bien que la marche de ce phénomène ne paraisse pas avoir été suivie.

La vésicule postérieure originelle s'étend rapidement et se divise en deux (fig. 268, C *pl* et *pr*) qui entourent les deux côtés du tube digestif et se rencontrent au-dessus et au dessous de lui. La paroi externe de chacune d'elles se soude à la peau et la paroi interne au tube digestif et au système aquo-vasculaire; dans les deux cas, les parois restent séparées des parties adjacentes par la couche de cellules amœboïdes dont il a déjà été parlé. La cavité des vésicules péritonéales devient la cavité générale permanente. Là où les parois des deux vésicules se rencontrent du côté dorsal, il se forme souvent un mésentère suspendant le tube digestif et divisant longitudinalement la cavité générale. Dans les autres parties, la paroi commune des deux sacs paraît être résorbée.

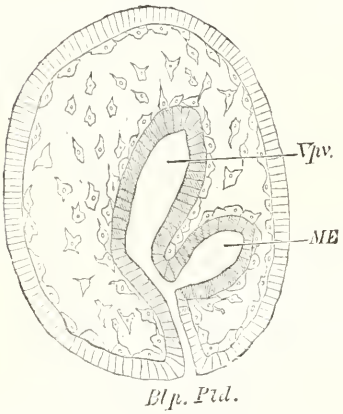


Fig. 269. — Coupe longitudinale d'un embryon du *Cucumaria doliolum* à la fin du quatrième jour (*).

Les cellules amœboïdes dérivées des cellules invaginées se disposent en une couche autour de tous les organes (fig. 269). Quelques-unes restent amœboïdes, s'attachent à la peau et font partie de la couche sous-épithéliale ; c'est dans ces cellules que se forment les spicules calcaires de la larve et de l'adulte. Selenka affirme que la musculature de la paroi du corps et du tube digestif dérive également de ces cellules mais, l'opinion de Metschnikoff qui soutient que les parois des vésicules péritonéale, donnent naissance aux muscles et que les cellules amœboïdes ne prennent pas part à leur formation est plus probable.

Le développement du système vasculaire n'est pas connu, mais la découverte faite par Kowalevsky et confirmée par Selenka que sur la paroi du système aquo-vasculaire se développent des corpuscules identiques à ceux contenus dans les vaisseaux sanguins, indique que ce système se développe probablement en rapport avec le système aquo-vasculaire. Les observations de Hoffmann et de Perrier sur la communication des deux systèmes chez les Echinides conduisent à la même conclusion. Quoique rien de bien précis ne soit connu sur le développement du système nerveux, Metschnikoff suggère qu'il se développe peut-être en rapport avec les bandes épiblastiques épaissies qui sont formées par la métamorphose des bandes ciliées de l'embryon et accompagnent les cinq vaisseaux radiaires (Voy. p. 519). En tout cas, sa condition chez l'adulte ne laisse pas de doute sur sa dérivation de l'épiblaste.

(*) *Vpv*, vésicule vaso péritonéale. — *ME*, mésentéron. — *Blp. Ptd*, blastopore, proctodæum.

De cette description, ou peut tirer les conclusions générales suivantes :

1° Le stade blastophère est suivi d'un stade gastrula.

2° L'orifice de la gastrula forme l'anus permanent, et la bouche est due à une nouvelle invagination.

3° Le mésoblaste dérive entièrement des cellules invaginées, mais de deux manières :

(*a*). Sous la forme de cellules amœboïdes éparses, qui forment les muscles et le tissu conjonctif (y compris le derme) de la paroi du corps et du tube digestif.

(*b*). Sous la forme d'une portion de l'archentéron qui se sépare et donne naissance au revêtement épithélial de la cavité générale et du système aquo-vasculaire.

4° L'œsophage dérive d'une invagination de l'épiblaste et le reste du tube digestif de l'archentéron.

5° Les systèmes d'organes de l'embryon forment directement ceux de l'adulte.

Le développement de la Synapte s'écarte, comme on pouvait le prévoir, très peu de celui de l'Holothurie.

Astérides. — Chez l'*Asterias*, les premiers stades du développement sont conformes à notre type. Il se détache cependant de l'archentéron deux diverticules vaso-péritonéaux bilatéralement symétriques. Ces diverticules donnent naissance au revêtement de la cavité générale et au système aquo-vasculaire ; mais il y a quelques divergences d'opinions sur les transformations qu'ils subissent. Agassiz (n° 543) soutient que les deux vésicules prennent part à la formation du système aquo-vasculaire, tandis que selon Metschnikoff (n° 560) le système aquo-vasculaire dérive entièrement de la partie antérieure de la vésicule gauche plus grande que l'autre ; la vésicule droite et la partie postérieure de la vésicule gauche forment la cavité générale. La description de Metschnikoff me paraît la plus probable. La partie antérieure de la vésicule gauche après s'être séparée de la postérieure se développe en une rosette à cinq lobes (fig. 280, *i*) et un canal madréporique (*h*) ouvert à l'extérieur par un pore dorsal. La rosette ne paraît pas s'étendre autour de l'œsophage comme dans les cas décrits plus haut ; mais celui-ci disparaîtrait et il se reformerait un nouvel œsophage qui percerait la rosette et mettrait l'ancienne bouche en communication avec l'estomac. L'anus larvaire persiste probablement excepté dans les cas où il n'y a pas d'anus chez l'adulte (1).

(1) Chez l'*Asterina gibbosa* dont le développement a été très complètement suivi par H. Ludwig, une seule vésicule vaso-péritonéale se sépare de l'archentéron et émet plus tard du côté gauche un diverticule qui s'isole en une vésicule aquifère. Le canal du sable qui part de celle-ci s'ouvre d'abord non à l'extérieur mais dans la cavité, péritonéale qui communique elle-même avec l'extérieur par le pore dorsal. Cette disposition qui rappelle ce qui s'observe chez les Crinoïdes adultes, persiste longtemp jusqu'à ce que le canal du sable se mette directement en rapport avec le pore dorsal. L'anus larvaire disparaît de très bonne heure, le stomodæum lui-même se détache du mésentéron et se résorbe pendant que se développe un œsophage de nouvelle formation. diverticule de la partie antérieure du mésentéron. Il ne perfore cependant pas la

Ophiurides. — Le premier développement des Ophiurides n'est pas aussi complètement connu que celui des autres types. La plupart des espèces ont une larve libre, mais quelques-unes (*Amphiura*) sont vivipares.

Les premiers stades des larves libres n'ont pas été décrits, mais j'ai moi-même observé chez l'*Ophiothrix fragilis* que la segmentation est uniforme et est suivie par l'invagination normale. L'orifice de cette invagination persiste sans doute comme anus larvaire et il y a probablement deux diverticules de l'archentéron qui forment les vésicules vaso-péritonéales. Chacune d'elles se divise en deux parties, l'une antérieure située près de l'œsophage, l'autre postérieure près de l'estomac. L'antérieure du côté droit avorte, celle du côté gauche devient la vésicule aquo-vasculaire, communique de bonne heure avec l'extérieur et entoure l'œsophage qui, comme chez les Holothuriens, devient l'œsophage de l'adulte. Les vésicules postérieures donnent naissance au revêtement de la cavité générale, mais, d'après Metschnikoff, sont d'abord solides et ne se creusent que plus tard d'une cavité, la cavité générale permanente. L'anus disparaît naturellement puisqu'il manque chez l'adulte. Dans le type vivipare les premiers stades sont imparfaitement connus, mais il semble que le blastopore disparaît avant l'apparition de la bouche. Le développement des corps vaso-péritonéaux a lieu comme chez les larves libres (1).

Echinides. — Les Echinides (Agassiz, n° 342; Selenka, n° 364) présentent

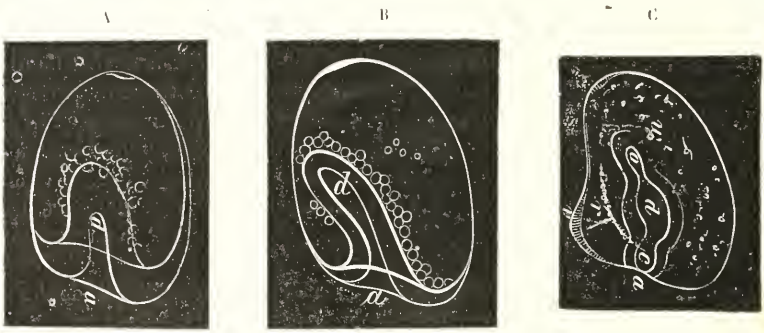


Fig. 270. — Trois des premiers stades du développement du *Strongylocentrotus*, vus de profil (emprunté à Agassiz) (*).

une segmentation régulière et une invagination normale (fig. 270 A). Les

rosette aquifère qui l'entoure graduellement comme chez les Holothuries (*a*) (*Trad.*).

(1) D'après Apostolidès le tube digestif se formerait chez l'*Ophiothrix versicolor* et l'*Amphiura squamata* non par invagination, mais par une sorte de délamination et seulement après que le mésoblaste s'est différencié et a formé les premières ébauches du squelette larvaire. Deux vésicules aquifères, dont l'une avorte, auraient une origine analogue et indépendante; il n'existerait pas de vésicule péritonéale. (*b*) (*Trad.*).

a) H. Ludwig. Entwicklungsgeschichte der *Asterina gibbosa*. (*Zeitschr. f. wiss. Zool.*, XXXVII, 1882).

b) N. Apostolidès. Anatomie et développement des Ophiures (*Arch. de zool. exp.*, X, 1882).

(*) *a*, anus (blastopore). — *d*, estomac. — *œ*, œsophage. — *c*, rectum. — *v*, vésicule vaso-péritonéale. — *v*, bourrelet cilié. — *r*, baguette calcaire.

cellules mésoblastiques amœboïdes apparaissent en deux masses placées latéralement et forment les parties ordinaires. L'archentéron s'étend en avant et se recourbe du côté ventral (fig. 270, B). Il se divise en trois chambres (fig. 270, C) dont les deux postérieures (*d* et *c*) forment l'estomac et l'intestin ; l'antérieure forme l'œsophage et donne naissance aux vésicules vaso-péritonéales. Ces dernières se développent comme une paire de diverticules

Fig. 271. — Deux stades du développement du *Strongylocentrotus* (emprunté à Agassiz) (*).

(fig. 271, A), mais se séparent en *une seule vésicule bicorne* qui plus tard se divise en deux. La vésicule gauche se divise ensuite comme chez les Astérides en sacs péritonéal et aquo-vasculaire, tandis que la vésicule droite forme le sac péritonéal droit. Une invagination orale (fig. 271, B) du côté ventral aplati vient à la rencontre du mésentéron après qu'il est séparé de la vésicule vaso-péritonéale. L'anus larvaire persiste de même que la bouche larvaire, mais le mode d'établissement de la rosette aquo-vasculaire semble indiquer que l'œsophage est résorbé et remplacé par un œsophage de nouvelle formation.

Crinoïdes. — L'*Antedon* (Comatule), le seul Crinoïde étudié jusqu'ici (Götte, n° 549) s'écarte sur quelques points non sans importance du type ordinaire des Echinodermes. Le blastopore est situé sur le côté aplati de la blastosphère ovale et non, comme d'ordinaire, à l'extrémité postérieure.

Le blastopore se ferme complètement et ne forme pas l'anus permanent. L'archentéron donne naissance au revêtement épithélioïde de la cavité générale et du système aquo-vasculaire ; mais ces parties n'apparaissent pas comme un diverticule simple ou pair de l'archentéron, mais comme trois diverticules distincts qui ne se forment pas simultanément. Deux d'entre eux se forment d'abord et deviennent la future cavité générale, mais leurs cavités restent distinctes. Originellement ils apparaissent comme deux diverticules latéraux, mais le droit prend une position dorsale et émet un prolongement dans le pédoncule (fig. 272, *rp'*) et le gauche prend une position ventrale puis orale (fig. 272, *rp*).

Le troisième diverticule de l'archentéron donne naissance à la vésicule aquo-vasculaire. Il entoure d'abord la région du futur œsophage et forme

(*) A, Jeune larve vue par la face dorsale. — *a*, anus. — *d*, estomac. — *o*, œsophage. — *w*, vésicule vaso-péritonéale. — *r*, baguette calcaire.
B, Jeune larve vue par la face buccale.

ainsi le cercle aquo-vasculaire. La paroi de ce cercle s'étend alors vers la paroi du corps, de façon à diviser la vésicule péritonéale orale (gauche) en deux vésicules distinctes, une antérieure et une postérieure représentées dans la figure 273, *lp'* et *lp*. Avant que cette division soit achevée, le cercle aquo-vasculaire se continue en avant en cinq prolongements, les futurs tentacules (fig. 227), qui font saillie dans la cavité de la vésicule orale (*lp*).

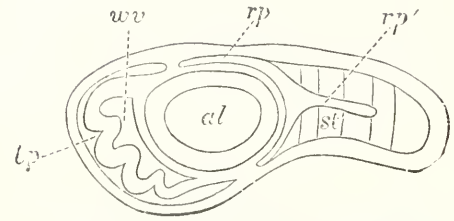


Fig. 272. — Coupe longitudinale d'une larve d'*Antedon* (empruntée à Carpenter, d'après Götte) (*).

Lorsque l'espace péritonéal oral est complètement divisé en deux parties, l'antérieure se dilate (fig. 273, *lp'*) considérablement et forme un large vestibule à la partie antérieure du corps. Ce vestibule se met ensuite en communication avec le mésentéron par un orifice (fig. 273, *m*) et sa paroi antérieure finit par se rompre. Par cette rupture le mésentéron est mis en communication avec l'extérieur par l'orifice (*m*) et les tentacules du cercle aquo-vasculaire font eux-mêmes librement saillie à l'extérieur. Telle est la description que donne Götte de l'espace préoral du corps, mais, comme il le fait lui-même remarquer, elle nous force à admettre que le revêtement du diverticule dérivé de la cavité digestive primitive devient une partie du tégument externe. Cette occurrence est si extraordinaire que de nouvelles observations me paraissent nécessaires avant de l'accepter.

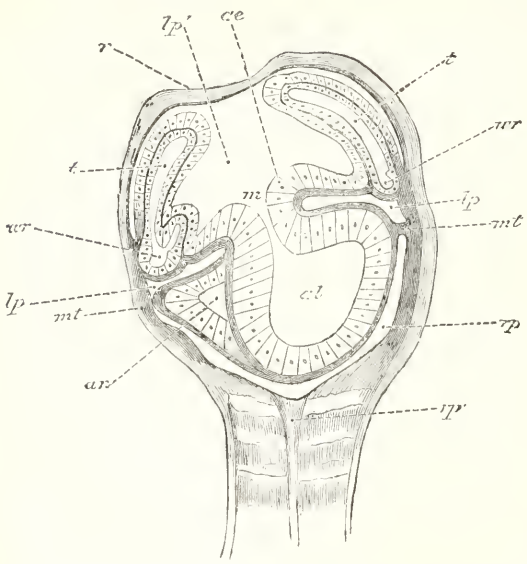


Fig. 273. — Coupe longitudinale du calyce d'une larve pentacrinoïde avancée d'*Antedon*, avec vestibule fermé (empruntée à Carpenter, d'après Götte) (**).

(*) *al*, mésentéron. — *wr*, cercle aquo-vasculaire. — *lp*, vésicule péritonéale gauche (orale). — *rp*, vésicule péritonéale droite. — *rp'*, prolongement de la vésicule péritonéale droite dans le pédoncule. — *st*, pédoncule.

(**) *ae*, épithélium du vestibule oral. — *m*, bouche. — *al*, mésentéron. — *an*, rudiment de l'anus permanent. — *lp*, partie postérieure du sac péritonéal gauche (oral). — *lp'*, partie antérieure du sac péritonéal gauche (oral). — *wr*, cercle aquo-vasculaire. — *t*, tentacule. — *mt*, mésentère. — *rp*, sac péritonéal droit. — *rp'*, prolongement du sac péritonéal droit dans le pédoncule. — *r*, toit du vestibule tentaculaire.

La formation de l'anus est tardive. Sa position paraît être la même que celle du blastopore et est indiquée par une papille du mésentéron se fixant à la peau sur le côté ventral (fig. 273, *an*). Il sera situé dans un espace interradial sur le disque oral de l'adulte. Le cercle aquo-vasculaire n'a pas de communication directe avec l'extérieur, mais la place du canal madréporique des autres types paraît être prise chez la larve par un tube simple conduisant de l'extérieur dans la cavité générale ; son orifice est situé sur une des plaques orales (Voy. p. 534) dans le premier espace interradial du côté droit de l'anus ; et un diverticule correspondant du cercle aquo-vasculaire s'ouvre dans la cavité générale (Voy. p. 513, note). La ligne de jonction des vésicules péritonéales droite et gauche forme chez la larve un mésentère annulaire séparant la partie orale de la partie aborale de la cavité générale. Chez l'adulte (1), la portion orale de la cavité générale larvaire devient la partie ventrale de la division circumviscérale de la cavité générale, et les canaux ventraux des bras et du disque ; tandis que la portion aborale forme la partie dorsale de la division circumviscérale de la cavité générale, les canaux dorsaux des bras et la cavité de la plaque centro-dorsale. La distinction primitive entre les portions de la cavité générale larvaire est en grande partie détruite et les divisions axiale et interviscérale de la cavité générale de l'adulte sont des formations tardives.

Les points les plus importants de l'histoire embryologique qui vient d'être exposée, sont les suivants :

1° La blastophère est d'ordinaire allongée dans la direction de l'axe d'invagination, mais chez la Comatule, elle s'allonge transversalement par rapport à cet axe.

2° Le blastopore devient d'ordinaire l'anus permanent, mais il se ferme à la fin de la vie larvaire (l'adulte étant dépourvu d'anus) chez les Ophiurides et quelques Astérides ; chez la Comatule, il se ferme de très bonne heure et un nouvel anus se développe au point où il était placé.

3° La bouche larvaire devient toujours la bouche de l'adulte.

4° L'archentéron donne toujours naissance à des diverticules qui forment la membrane péritonéale et le système aquo-vasculaire. Chez la Comatule, il y a trois de ces diverticules, deux pairs qui forment les vésicules péritonéales, et un impair qui forme la vésicule aquo-vasculaire. Chez les Astérides et les Ophiurides, il y a deux diverticules ; dans le dernier groupe, les deux se divisent en une vésicule péritonéale et une vésicule aquo-vasculaire, mais la vésicule aquo-vasculaire droite s'atrophie. Chez les Astérides, au contraire, il se forme une seule vésicule aquo-vasculaire qui dérive de la vésicule vaso-péritonéale gauche. Chez les Échinides et les Holothurides, il y a une seule vésicule vaso-péritonéale.

5° La vésicule aquo-vasculaire s'étend autour de l'œsophage larvaire

(1) Voy. P. H. Carpenter. On the genus *Actinometra* (*Linnean Trans.*, 2e sér. Zoology, IIe part. 1, 1879).

chez les Holothurides, les Ophiurides et la Comatule ; dans ces cas l'œsophage larvaire passe à l'adulte. Dans d'autres formes la vésicule aquo-vasculaire forme un cercle qui n'entoure pas l'œsophage (Astérides et Échinides) ; alors il se forme un nouvel œsophage qui perfore ce cercle.

Développement des appendices larvaires et métamorphose.

Holothurides. — La jeune larve de Synapte à laquelle J. Müller a donné le nom d'*Auricularia* (fig. 275), est sous beaucoup de rapports la forme la plus simple des larves d'Échinodermes. A quelques exceptions près, le type Auricularia est commun à toutes les Holothuries.

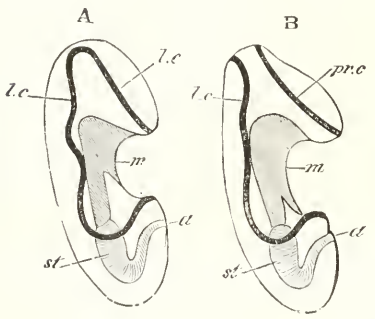


Fig. 274. — A, larve d'Holothuride. - B, larve d'Astéride (*).

L'Auricularia est (fig. 274, A et fig. 275) bilatéralement symétrique, présentant une face ventrale aplatie et une face dorsale convexe. L'anus (*an*) est situé près du pôle postérieur et la bouche (*m*) vers le milieu de la face ventrale. En avant de la bouche est une saillie considérable, le lobe préoral ; entre la bouche et l'anus un espace plus ou moins concave suivant l'âge de l'embryon, interrompu par un bourrelet cilié un peu en avant de l'anus. Un bourrelet

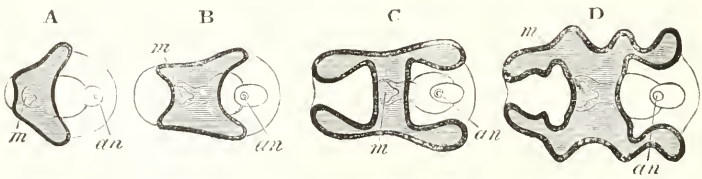


Fig. 275. — Figures diagrammatiques représentant l'évolution d'une *Auricularia* à partir de la forme la plus simple des larves d'Échinodermes (empruntée à Müller). — La ligne noire représente la bande ciliée, la partie ombrée est le côté oral de la couronne, la partie claire le côté aboral (**).

cilié semblable existe à la face ventrale du lobe préoral immédiatement en avant de la bouche. Les bourrelets oral et anal sont réunis par deux bandes ciliées latérales, le tout formant une bande continue au centre de laquelle est située la bouche (fig. 275) et qui peut par conséquent être regardée comme une couronne entourant complètement le

(*) *m*, bouche. — *st*, estomac. — *a*, anus. — *l.c*, bande ciliée longitudinale primitive. — *pr.c*, bande ciliée pré-orale.

(**) *m*, bouche. — *an*, anus.

corps en arrière de la bouche, ou plus naturellement comme une couronne longitudinale.

L'Auricularia bilatérale provient d'une gastrula un peu allongée et uniformément revêtue de cils. La gastrula s'aplatit du côté oral et en même temps les cils se développent particulièrement sur les bourrelets oral et anal, puis sur le reste de la bande ciliée, tandis qu'ils se résorbent partout ailleurs; ainsi est constituée une Auricularia parfaite.

Le cercle aquo-vasculaire dans la larve complètement développée a déjà considérablement progressé dans son extension autour de l'œsophage (fig. 277, *w.v.r.*).

La plupart des larves d'Holothurides dans leur passage de la forme bilatérale d'Auricularia à la forme radiaire de l'adulte passent par un stade où les cils forment autour du corps une série de couronnes transversales, d'ordinaire au nombre de cinq. Les figures 276, 277 et 278 montrent les stades de cette métamorphose.

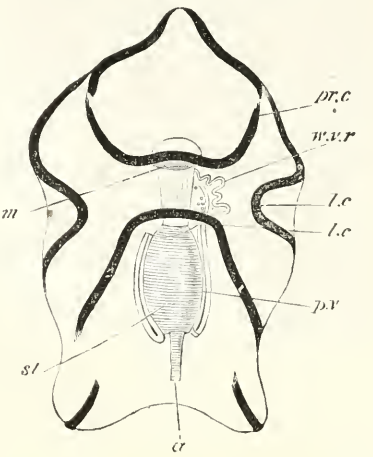


Fig. 276. — Larve complètement développée de Synapte (d'après Metschnikoff) (*).

La bande ciliée primitive à un certain stade de la métamorphose se fragmente en portions séparées (fig. 276) toutes situées à la face ventrale. Quatre d'entre elles (fig. 277, A et B) se disposent sous forme de couronne anguleuse autour de la bouche qui, à cette période, est très saillante. La direction des autres portions de la bande primitive de longitudinale devient transversale (fig. 277, B) et elles finissent par former des couronnes complètes (fig. 277, C) au nombre de cinq. La couronne médiane se développe la première (fig. 277, B) et est constituée par les parties dorsales de la couronne primitive. Puis se développent les deux couronnes postérieures et enfin les deux antérieures dont l'une paraît être en avant de la bouche (fig. 277, C).

Le développement ultérieur de la bouche et du bourrelet cilié qui l'entoure est encore un peu obscur. Il semble d'après Metschnikoff (n° 560), qu'une invagination de l'œsophage a lieu entraînant le bourrelet cilié circumbuccal. Ce bourrelet finit par former le revêtement des cinq expansions tentaculaires du cercle aquo-vasculaire (fig. 279), et peut-être forme aussi le système nerveux.

(*) *m*, bouche. — *st*, estomac. — *a*, anus. — *p.v*, division gauche de la cavité périviscérale encore en connexion avec le système aquo-vasculaire. — *w.v.r*, cercle aquo-vasculaire qui n'a pas encore complètement entouré l'œsophage. — *l.c*, partie longitudinale de la bande ciliée. — *pr.c*, partie pré-orale de la bande ciliée.

L'orifice de l'invagination œsophagienne est d'abord situé en arrière de la couronne ciliée antérieure, mais vient à être en avant et à occuper

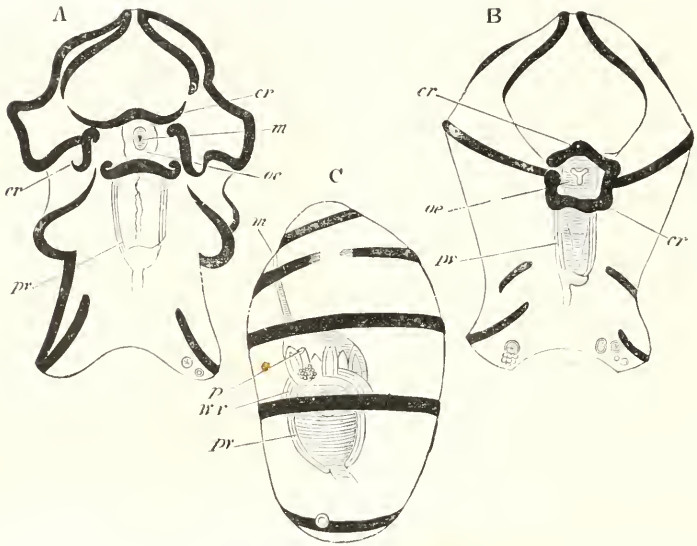


Fig. 277. — Trois stades du développement de la Synapte; A et B vus par la face ventrale et C de profil (d'après Metschnikoff) (*).

une position presque terminale quoique encore un peu ventrale (fig. 278). Aucune description n'a été donnée du processus de ces phénomènes, mais, d'après Metschnikoff (dont Müller diffère sur ce point), la bouche reste toujours ouverte. Les phénomènes ultérieurs de la métamorphose ne sont pas considérables. Les bandes ciliées disparaissent et il se forme autour de l'œsophage un anneau calcaire de dix pièces; cinq ambulacraires et cinq interambulacraires. Il se développe ainsi un squelette calcaire provisoire.

Dans ce cas, tous les systèmes d'organes de l'embryon passent directement à l'adulte.

La métamorphose de la plupart des Holothurides est semblable à celle qui vient d'être décrite. Chez le *Cucumaria* (Selenka), il n'y a cependant pas de stade Auricularia et le stade à ciliation uniforme fait place à un stade à cinq bandes ciliées transversales et deux calottes ciliées, l'une préorale et l'autre anale. La bouche est d'abord située à la face ventrale en arrière de la calotte ciliée préorale, mais cette calotte est peu à peu résorbée et la bouche prend une position terminale.

Chez le *Psolinus* (Kowalevsky) il n'y a pas de stade embryonnaire cilié et l'état

(*) *m*, bouche. — *oe*, œsophage. — *pv*, paroi de la cavité périviscérale. — *wr*, vaisseau longitudinal du système aquo-vasculaire. — *p*, pore dorsal du système aquo-vasculaire. — *cr*, couronne ciliée formée autour de la bouche par des parties de la bande ciliée primitive.

adulte est atteint sans même une métamorphose. Il paraît y avoir cinq plaques entourant la bouche, qui se développent avant toute autre partie du squelette et sont regardées par P. H. Carpenter (n° 548) comme équivalentes aux cinq plaques orales des Crinoïdes. L'état larvaire à bandes ciliées est souvent désigné sous le nom d'état de pupe et à cet état, les larves des Holothuriens vrais se servent pour ramper de leurs pieds ambulatoires embryonnaires.

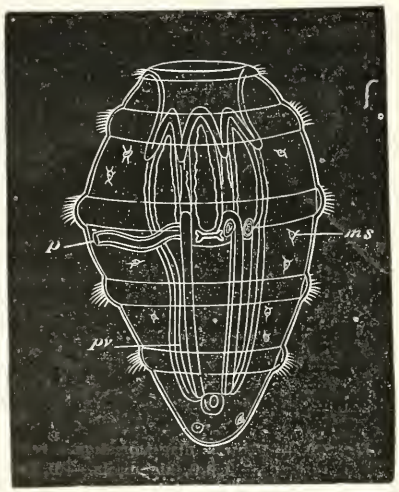


Fig. 278. — Stade avancé du développement de la Synapte (d'après Metschnikoff) (*).

Astérides. — La forme de larve d'Astéride la plus commune et la plus complètement observée est une forme libre appelée *Bipinnaria*.

Cette forme, en passant de l'état sphérique à l'état bilatéral, subit des transformations à peu près identiques à celles de l'Auricularia. Les cils se limitent de bonne heure à un bourrelet oral et un bourrelet anal.

Le bourrelet anal s'étend graduellement vers le dos et finit par former une couronne post-orale longitudinale complète (fig. 279, A) : le bourrelet oral s'étend également vers le dos et forme également une couronne préorale complète (fig. 279, A) entourant un espace laissé en blanc dans ma figure.

La présence de deux couronnes au lieu d'une distingue la Bipinnaria de l'Auricularia. Les deux larves sont représentées côte à côte dans la figure 274 et il est évident que les deux bandes de la Bipinnaria sont équivalentes, comme l'a fait remarquer Gegenbaur, à la bande unique de l'Auricularia divisée en deux. Ontologiquement cependant, les deux bandes de la Bipinnaria ne paraissent pas dériver d'une bande unique.

A mesure que la Bipinnaria devient plus âgée, une série de bras se développent le long des deux bandes ciliées (fig. 279, C), et dans un grand nombre de cas, il se forme trois bras spéciaux sans rapports avec les bandes ciliées et couverts de papilles. Ces bras sont appelés bras brachiolaires, et la larve qui les possède *Brachiolaria* (fig. 279, D).

En général on peut distinguer les bras suivants (fig. 279, C et D) : sur la couronne postérieure (selon la nomenclature d'Agassiz) une paire médiane anale,

(*) La figure montre la cavité vestibulaire avec les tentacules rétractés, les bandes ciliées, le système aquo-vasculaire, etc. — *p*, pore dorsal du système aquo-vasculaire. — *pr*, paroi de la cavité périviscérale. — *ms*, cellules amœboïdes.

une paire dorsale anale et une paire ventrale anale, une paire dorsale orale et un bras antérieur dorsal impair ; sur la couronne préorale, une paire orale ventrale et quelquefois (Müller) un bras ventral antérieur impair.

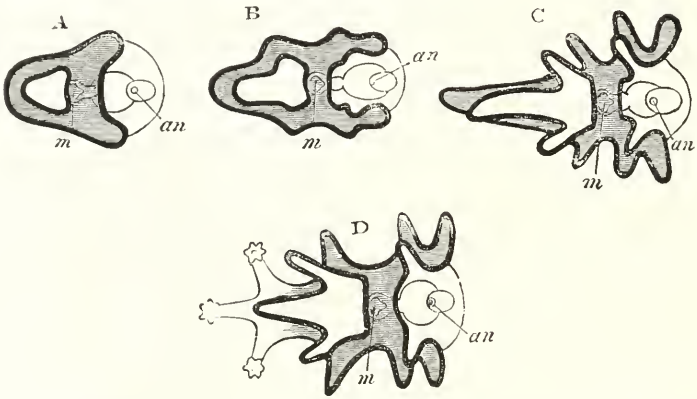


Fig. 279. — Figures diagrammatiques représentant diverses formes de larves d'Astérides. A,B,C, Bipinnaria. — D, Brachiolaria (emprunté à Müller) (*).

Les trois bras brachiolaires se développent comme des prolongements de la base du bras dorsal impair et des deux bras oraux ventraux. Le degré de développement des bras varie avec les espèces.

Les changements par lesquels la Bipinnaria ou la Brachiolaria se transforme en une Étoile de mer adulte sont beaucoup plus compliqués que ceux qui ont lieu chez les Holothurides. Nous devons surtout leur connaissance précise à Alex. Agassiz (n° 543). Le développement de l'Étoile-de-mer s'effectue tout entier à l'extrémité postérieure de la larve près de l'estomac.

Du côté droit et dorsal de l'estomac et en dehors de l'*espace péritonéal droit* se forment cinq baguettes calcaires disposées ordinairement en forme de pentagone un peu irrégulier. La surface sur laquelle elles se déposent, a une forme spirale et constitue, avec ses baguettes calcaires, la face dorsale ou abactinale de la future Étoile-de-mer. Près de son bord dorsal, c'est-à-dire embryonnaire, est situé le pore dorsal du système aquo-vasculaire (canal madréporique) et près de son bord ventral, l'anus. Du côté gauche ventral de l'estomac est la rosette aquo-vasculaire dont le développement a été décrit à la page 513. Elle est située sur la face actinale ou ventrale de la future Étoile-de-mer et est en rapport avec la vésicule péritonéale gauche.

Metschnikoff (n° 560) et Agassiz (n° 543) ne sont pas entièrement d'accord sur la constitution de la rosette aquo-vasculaire. Le premier la décrit et la

(*) Les lignes noires représentent les bandes ciliées et les parties ombrées l'espace intermédiaire aux bandes préorale et postorale. — *m*, bouche. — *an*, anus.

figure comme une rosette complètement close, le dernier dit que « elle ne forme pas une courbe complètement close, mais est toujours ouverte, formant une sorte d'arc ou de croissant tordu. »

La rosette aquo-vasculaire a cinq lobes auxquels correspondent des replis du tégument larvaire ; chaque lobe correspond à une des plaques calcaires développées sur le disque abactinal. Le plan de la surface actinale rencontre d'abord celui de la surface abactinale sous un angle aigu ou presque droit. Les deux faces sont séparées par toute l'épaisseur de l'estomac. L'aspect général de la larve, vue par la face ventrale après le développement de la rosette aquo-vasculaire (*i*) et du disque abactinal (A) est représenté dans la figure 280.

Fig. 280. — Larve Bipinnaria d'un Astéride (emprunté à Gegenbaur, d'après Müller) (*).

Par les progrès du développement, la face abactinale devient un disque solide et défini, les spicules calcaires originels forment des plaques plus ou moins bien définies et de nouvelles plaques se développent plus près du centre du disque *dans une position interradiaire*. Plus tard encore, il apparaît une plaque calcaire centrale à la face abactinale qui est ainsi formée d'une plaque centrale entourée d'un cercle de cinq plaques interradiaires, puis d'un second cercle de cinq plaques radiaires. Le disque abactinal s'étend aussi en cinq prolongements courts séparés par cinq encoches peu profondes. Ces prolongements sont les rudiments des cinq bras, et chacun d'eux correspond à un des lobes de la rosette aquo-vasculaire. Il se forme autour de l'orifice du canal aquo-vasculaire un depôt calcaire qui devient la plaque madréporique (1). Vers ce stade a lieu la résorption des appendices larvaires. Toute la partie antérieure de la larve avec le grand lobe préoral n'a, jusqu'ici, subi aucun changement, mais à ce moment elle se contracte, est résorbée et complètement rétractée dans le disque de la future Étoile-de-mer. La bouche larvaire est portée au centre du disque actinal. Dans les larves observées par Agassiz et par Metschnikoff, rien n'était rejeté, mais tout était résorbé.

(1) La position exacte de la plaque madréporique par rapport aux plaques abactinales ne semble pas avoir été déterminée. On aurait pu prévoir qu'elle serait placée sur une des plaques interradiaires primaires, mais il ne semble pas en être ainsi. La position de l'anus est également obscure.

(*) *b*, bouche. — *a*, anus. — *h*, canal madréporique. — *i*, rosette ambulacraire. — *c*, estomac. — *d.g.e*, etc., bras de la Bipinnaria. — A, disque abactina. u jeune Astéride.

D'après Müller, Koren et Danielssen, il n'en est pas de même dans la larve qu'ils ont observée, mais une partie de la larve est rejetée et vit quelque temps d'une manière indépendante.

Après la résorption des appendices larvaires, les faces actinale et abactinale de la jeune Étoile-de-mer se rapprochent par l'aplatissement de l'estomac ; elles perdent en même temps leur forme spirale et deviennent des disques plans qui s'adaptent l'un à l'autre. Chacun des lobes de la rosette du système aquo-vasculaire devient un des canaux aquo-vasculaires radiaires : il se divise d'abord en cinq lobes dont chacun forme un pied ambulacraire rudimentaire, et de chaque côté du lobe moyen, s'en développent deux nouveaux et ainsi de suite. Le lobe terminal médian forme le tentacule de l'extrémité du bras et l'œil se développe à sa base. Le développement du système aquo-vasculaire marche d'accord avec celui des bras, et les pieds ambulacraires sont supportés à leur base par un dépôt de matière calcaire. Tout le squelette calcaire de la larve passe directement à celui de l'adulte, et il se forme bientôt des épines sur les plaques de la face abactinale. Les plaques radiaires originelles avec les épines qu'elles portent sont graduellement repoussées en dehors avec l'accroissement des bras par l'addition de nouvelles rangées d'épines entre la plaque terminale et celle qui la précède. De là, il résulte que les plaques radiales originelles persistent à l'extrémité des bras en rapport avec les tentacules impairs qui forment la terminaison des canaux aquo-vasculaires radiaux.

On a vu plus haut que, selon Metschnikoff (n° 560), il se forme un nouvel œsophage qui perfore le cercle aquo-vasculaire et rattache l'estomac originel à la bouche originelle. Agassiz (n° 543) soutient que le cercle aquo-vasculaire s'étend autour de l'œsophage primitif. Il dit : « Pendant la résorption de la larve, le long œsophage se raccourcit et se contracte, amenant l'orifice buccal de la larve au niveau de l'orifice de l'œsophage, qui formera la bouche véritable de l'Etoile-de-mer. » Metschnikoff croit que l'anus primitif disparaît ; Agassiz, qu'il persiste. Cette discordance dépend peut-être de ce que ces auteurs ont fait leurs observations sur des espèces différentes.

Il n'est pas douteux que tous les organes de la larve, à l'exception peut-être de l'œsophage et de l'anus (lorsqu'il manque chez l'adulte), forment directement les organes correspondants de l'Astérie, et que la partie préorale du corps et les bras de la larve sont résorbés et non rejetés.

Outre le type Bipinnarien de larve d'Astéride, Müller (n° 561), Sars, Koren et Danielssen (n° 554) et d'autres observateurs ont décrit une série d'autres formes qui sont cependant très imparfaitement connues. La forme la mieux connue est celle découverte par Sars chez l'*Echinaster Sarsii*, et les larves plus ou moins semblables observées dans la suite par Agassiz, Busch

Müller, Wyville Thomson, etc., d'une autre espèce d'*Echinaster* et de l'*Asteracanthion*. Ces larves sortent de l'œuf avec une forme ovale et sont uniformément ciliées. Le corps émet quatre prolongements (un seul prolongement dans le type d'Agassiz) par lesquels les larves se fixent. Chez l'*Echinaster*, les larves sont fixées dans la concavité ventrale du disque de la mère, entre les cinq bras où il se forme une poche incubatrice temporaire. La partie principale du corps forme directement le disque de la jeune Astérie et les quatre prolongements sont situés à sa face ventrale et fixés au cercle aquo-vasculaire ; ils finissent par s'atrophier complètement. On sait peu de chose sur la structure interne ; jusqu'à la formation de la bouche permanente après que le développement de la jeune Astérie est assez avancé, l'estomac n'a pas de communication avec l'extérieur (1).

Un second type anormal de développement est présenté par l'embryon du *Pteraster miliaris* décrit par Koren et Danielssen (2). Les larves, au nombre de huit à vingt, se développent dans une poche particulière de la face dorsale du corps. Les premiers stades ne sont pas connus, mais dans les derniers, le corps tout entier prend une forme pentagonale, la bouche étant située sur un bord du disque. Plus tard, l'anus se forme sur le côté dorsal d'un bras opposé à la bouche. L'estomac est entouré par un cercle aquo-vasculaire d'où le canal madréporique se rend à la face dorsale, mais ne s'y ouvre pas. A un stade plus avancé, la bouche et l'anus embryonnaires disparaissent pour

(1) La larve voisine de l'*Asterina gibbosa* est uniformément ciliée, et sort de l'œuf avec une forme à peu près ovale, mais le pôle supérieur (opposé au blastopore) ne tarde pas à se développer en un appareil locomoteur formé de deux lobes dirigés à peu près à angle droit, par rapport au corps de la larve. Cet organe, appelé par Ludwig organe larvaire (*larvenorgan*) et qui représente les appendices décrits dans le texte chez les larves d'*Echinaster* ou d'*Asteracanthion* paraît être l'homologue des bras brachiolaires : lors de la formation de la jeune Astérie, il s'atrophie graduellement et se résorbe.

Les disques actinal et abactinal se développent comme à l'ordinaire sur les faces gauche et droite de la larve sous forme d'arcs dont les extrémités se rapprochent de façon à former un cercle complet. Le disque abactinal renferme dès l'origine onze plaques calcaires, savoir une centrale, cinq radiales et cinq interradiales, le disque actinal présente une paire de plaques vertébrales ou ambulacraires à la base des deux premiers ambulacres encore sans ventouses. Plus tard se développent sur le disque abactinal des plaques intermédiaires, et sur le disque actinal les plaques interradiales inférieures. (odontophores de Viguier) et les plaques adambulacraires. Ils se soudent d'abord par l'extrémité des bras. Il est à remarquer que les points où se ferment les deux disques ne se correspondent pas ; tandis que le disque actinal se ferme dans l'interradius qui porte l'anus définitif et où disparaît l'organe larvaire, et que l'on peut appeler l'interradius antérieur, le disque abactinal se ferme dans l'interradius situé immédiatement à gauche et qui renferme le pore dorsal ; la plaque interradiale de cette région entoure le pore dorsal et devient la plaque madréporique. Après la constitution de la jeune Astérie, l'œsophage définitif se met en communication avec l'extérieur au centre du disque actinal et l'anus définitif se forme dans la région indiquée plus haut et qui paraît correspondre au point occupé primitivement par l'anus larvaire. L'anneau central et les cinq troncs branchiaux du système nerveux se développent comme des épaississements de l'épiblaste qui s'isolent bientôt ; un œil apparaît de bonne heure à l'extrémité de chacun des bras porté par le renflement terminal du tronc nerveux. Le cercle oral du système vasculaire se creuse dans le mésoblaste (ou peut-être est un reste de la cavité de segmentation !) et n'a aucune communication avec le système aquifère (*). (*Trad.*).

(2) L'exposé suivant est emprunté à l'extrait donné dans le *Thierreichs* de Bronn.

(*) H. Ludwig, *loc. cit.* (*Zeit. f. wiss. Zool.*, XXXVII, 1882)

être remplacés par une bouche et un anus permanents dans les positions normales.

Une troisième forme très curieuse sous certains rapports, est une larve vermiforme décrite par Müller, qui ne possède pas de bandes ciliées. La face dorsale de la très jeune larve est divisée par des constrictions transversales en cinq segments. A la face inférieure du premier est un disque à cinq lobes, chaque lobe portant une paire de pieds ambulacraires.

A une période plus avancée, trois segments seulement sont visibles à la face dorsale, mais la face ventrale a pris un aspect pentagonal. Les stades plus avancés ne sont pas connus.

Ophiurides. — La larve complètement développée des Ophiurides est appelée *Pluteus*. Elle commence par présenter la forme ordinaire plus ou moins sphérique ; de là, passe à une forme ressemblant beaucoup à celle de l'Auricularia avec une face dorsale convexe et une face ventrale plane. Bientôt cependant elle se distingue par le dévelop-

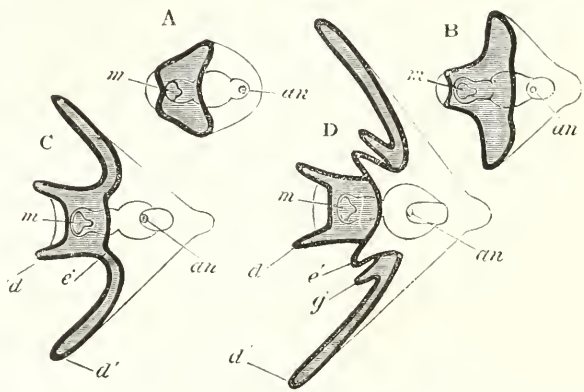


Fig. 281. — Figures diagrammatiques montrant l'évolution du Pluteus d'un Ophiuride à partir de la larve d'Échinoderme la plus simple (empruntè à Müller) (*).

pement d'un lobe post-anal et l'absence de lobe préoral (fig. 281, B). Le lobe post-anal forme le sommet un peu arrondi du corps. En avant de la bouche et entre la bouche et l'anus se développent les bourrelets ciliés anal et oral qui bientôt se continuent en une couronne ciliée longitudinale unique. En même temps le corps se prolonge en une série d'appendices situés le long des bandes ciliées qui se continuent jusqu'a leur extrémité. La couronne ciliée primitive ne se fragmente jamais en deux ou plusieurs couronnes. Il se développe d'ordinaire une autre couronne ciliée à l'extrémité du lobe post-anal. Les bras sont disposés sous forme de cercle autour de la bouche et sont tous dirigés en avant.

(*) Le squelette calcaire n'est pas représenté. — *m*, bouche. — *an*, anus. — *d*, bras antérieurs. — *d'*, bras latéraux. — *e'*, bras postérieurs. — *g'*, bras antéro-latéraux.

Les premiers bras qui apparaissent sont deux bras latéraux qui d'ordinaire restent les plus apparents (fig. 281, B et C, *d'*). Une seconde paire se développe sur les côtés de la bouche et on peut appeler ces bras buccaux ou antérieurs (C, *d*). Puis il se forme une paire ventrale et postérieure aux bras latéraux, les bras postérieurs (D, *é*) et enfin une paire située entre les bras latéraux et les bras antérieurs constituant les bras antéro-latéraux (D, *g'*).

L'aire concave située entre les bras forme la plus grande partie de la face ventrale du corps. Dès avant l'apparition des bras et avant la formation de la bouche, on voit deux baguettes calcaires qui se rejoignent en arrière au sommet du lobe post-anal et se continuent comme un axe calcaire dans chacun des bras à mesure que ceux-ci se forment successivement. Ces baguettes sont représentées dans leur complet développement dans la figure 282. Les points importants qui distinguent une larve Pluteus de l'Auricularia ou de la Bipinnaria sont les suivants :

1° La présence du lobe post-anal à l'extrémité postérieure du corps.

2° Le peu de développement du lobe préoral.

3° Le squelette calcaire provisoire des bras de la larve.

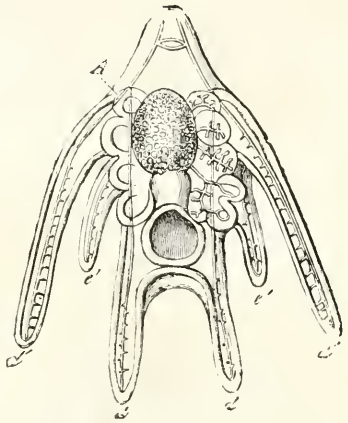


Fig. 282. — Larve Pluteus d'un Ophiuride (empruntée à Gegenbaur d'après Müller) (*).

Le développement des bras et du squelette provisoire présente des variations considérables. La présence des bras latéraux est cependant un caractère distinctif du Pluteus des Ophiurides. Les autres bras peuvent manquer complètement, mais les bras latéraux ne font jamais defaut.

La formation de l'Ophiuride permanent a lieu à peu près de la même manière que chez les Astérides.

Il se forme (fig. 282) du côté droit et dorsal de l'estomac un disque abactinal supporté par des plaques calcaires d'abord au nombre de cinq seulement et occupant une position radiaire (1). Le disque n'est d'abord pas symétrique, mais le devient au moment de la résorption des bras larvaires. Il se continue en cinq prolongements, les cinq futurs rayons. Les cinq plaques radiaires originelles persistent comme les segments terminaux des bras de

(1) On ne sait pas s'il se développe des plaques interradiales comme chez l'*Asterias*. Elles semblent se rencontrer chez l'*Ophiopholis bellis*, Agassiz, mais n'ont pas été reconnues dans d'autres formes (Voy. Carpenter, n° 546, p. 369).

(*) *A*, rudiment du jeune Ophiuride. — *d'*, bras latéraux. — *d*, bras antérieurs. — *e*, bras postérieurs.

l'adulte et de nouvelles plaques se forment continuellement entre la dernière et l'avant-dernière (Müller), mais il est probable que dans les stades plus avancés, il se forme de nouvelles plaques dans le disque.

La face ventrale de l'Ophiuride permanent est formée par la face concave entre la bouche et l'anus. Entre elle et l'estomac est situé le cercle aquo-vasculaire. Il n'est pas d'abord fermé, mais en forme de fer-à-cheval avec cinq prolongements cœcaux (fig. 282). Il finit par entourer l'œsophage qui avec la bouche larvaire persiste chez l'adulte. Les cinq appendices cœcaux deviennent eux-mêmes lobés de la même manière que chez l'Astérie, s'étendent le long des cinq bras du disque et deviennent les canaux radiaires et les tentacules. Toutes ces parties du système aquo-vasculaire sont naturellement recouvertes par le tégument et probablement aussi entourées par des cellules mésoblastiques dans lesquelles se forment plus tard les plaques calcaires qui sont situées du côté ventral des canaux radiaires. L'anus larvaire disparaît. Tant que les appendices larvaires ne sont pas résorbés, les disques ventral et dorsal de l'Ophiuride permanent s'adaptent aussi peu que dans le cas de la Brachiolaria, mais à une certaine période, les appendices sont résorbés. Les baguettes calcaires des bras larvaires se fragmentent, les bras et le lobe anal sont résorbés et les disques dorsal et ventral avec l'estomac et les autres organes situés entre eux persistent seuls. Alors les disques s'adaptent l'un à l'autre et il se forme ainsi un jeune Ophiuride complet.

Tous les organes internes de la larve (excepté l'anus) y compris la bouche, l'œsophage, la cavité générale, etc. passent directement à l'adulte.

Le squelette larvaire est, comme on l'a dit plus haut, résorbé.

La larve vivipare de l'*Amphiura squamata* diffère peu des larves à bras très imparfaits. Elle ne développe pas une bande ciliée distincte et le squelette provisoire est très imparfait. L'absence de ces parties aussi bien que de l'anus (p. 514) tient probablement à l'état vivipare de la larve. Quant au passage de cette larve à l'adulte, il n'y a rien à ajouter à ce qui a déjà été dit. Lorsque le développement de l'adulte est très avancé, la partie du corps qui contient le squelette provisoire forme un appendice en forme de baguette attaché au disque en voie de développement. Cet appendice finit par être résorbé.

Échinides. — La larve des Oursins (fig. 283) a la forme d'un Pluteus comme celle des Ophiurides et sur la plupart des points, tels que la présence du lobe anal, de la bande ciliée, du squelette provisoire, etc., se développe de la même manière. La principale différence entre les deux Pluteus consiste dans le développement des bras latéraux. Ceux-ci, qui forment les bras les plus longs dans le Pluteus des Ophiurides, font entièrement défaut dans le Pluteus des Échinides, qui, par conséquent a, en général, une forme plus étroite que le Pluteus des Ophiurides.

Une paire d'épaulettes ciliées situées de chaque côté et en arrière de la couronne ciliée est très caractéristique de quelques larves d'Échinides. Elles dérivent originellement de la couronne ciliée (fig. 287, A et B, *v''*). La présence de trois appendices du lobe anal supportés par des ba-

guettes calcaires est caractéristique du Pluteus des Spatangoïdes (fig. 283, E).

Les deux paires de bras qui se développent les premières, en employant les mêmes noms que pour les Ophiurides, sont les bras antérieurs portés par le lobe

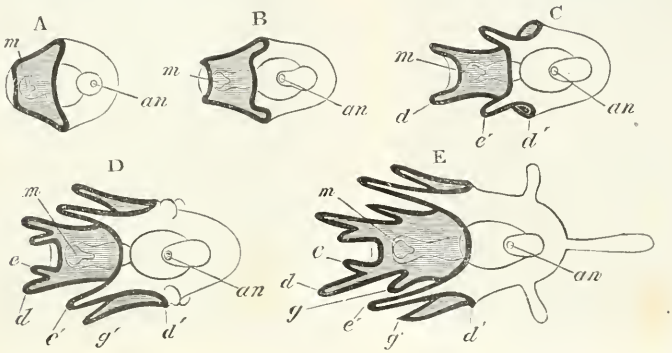


Fig. 283. — Figures diagrammatiques montrant l'évolution du Pluteus des Echinides (emprunté à Müller) (*).

oral (fig. 283, C, *d*) et les bras postérieurs (e^1). Une paire de bras antéro-latéraux se forment ensuite, puis une quatrième paire (non représentée chez les Ophiurides) apparaît du côté interne de la paire antérieure, formant une paire antéro-interne (*e*). Chez le Pluteus des Spatangoïdes, il peut s'en former en

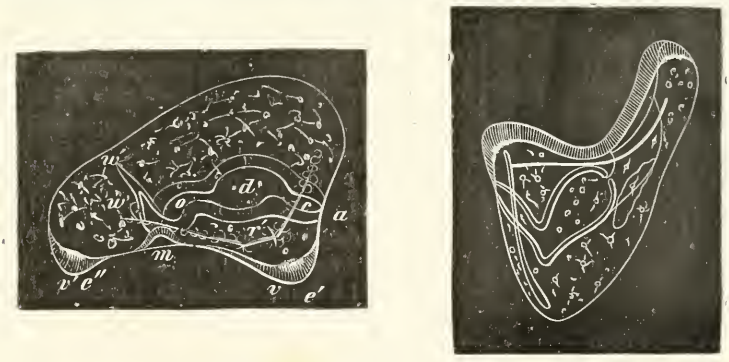


Fig. 284. — Deux larves de *Strangylocentrotus* (emprunté à Agassiz) (**).

outre une cinquième paire du côté externe de la paire antérieure formant une paire antéro-externe (fig. 283, E, *g*).

(*) Le squelette calcaire n'est pas représenté.
E. Pluteus de Spatangue. — *m*, bouche. — *an*, anus — *d*, bras antérieurs. — *d'*, point où les bras latéraux naissent chez le Pluteus des Ophiurides. — *e*, bras antéro-internes. — *e'*, bras postérieurs. — *g'*, bras antéro-latéraux. — *g*, bras antéro-externes.
(**) *m*, bouche. — *a*, anus. — *o*, œsophage. — *d*, estomac. — *c*, intestin. — *v'* et *v*, bourrelets ciliés. — *w*, canal aquo-vasculaire. — *r*, Baguettes calcaires.

Chacune des baguettes calcaires paires, les premières formées est composée de trois branches dont deux s'étendent dans les bras antérieurs et postérieurs

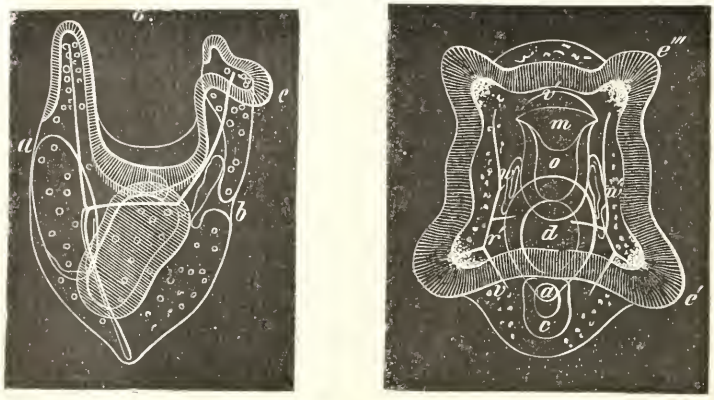


Fig. 285. — Vues latérale et ventrale d'une larve de *Strongylocentrotus* (emprunté à Agassiz).

et la troisième plus forte pénètre dans le lobe anal et y rejoint sa congénère (fig. 285 A). Une barre transversale située en avant des bras réunit les baguettes des deux côtés qu'elle rencontre au point d'où divergent les trois branches. La tige qui pénètre dans le bras antéro-latéral (fig. 287, B) est d'abord indépendante de ce système de baguettes mais finit par s'y réunir. Quoique notre connaissance des types du Pluteus des différents groupes ne soit pas suffisante pour permettre de généraliser avec beaucoup de confiance, quelques points semblent cependant avoir été bien déterminés (1). Les Pluteus du *Strongylocentrotus* (fig. 287 et 288) et de l'*Echinus* ont huit bras et quatre épaulettes ciliées. La seule forme de Cidaride dont le Pluteus soit connu est l'*Arbacia* ; il présente certaines particularités. Le lobe anal développe une paire d'appendices postérieurs (auriculaires), et la couronne ciliée, outre les huit appendices normaux, forme une paire de lobes antérieurs et postérieurs courts et obtus. Il paraît aussi exister une paire supplémentaire de bras buccaux non ciliés. Il n'existe pas d'épaulettes ciliées. Autant qu'on connaît la larve des Clypéastroïdes elle paraît surtout caracté-

Fig. 286. — La même larve que dans la fig. 284 B, vue par la face antérieure (empruntée à Agassiz).

(1) Voy. particulièrement Müller, Agassiz et Metschnikoff.

(*) *b*, orifice dorsal du canal madréporique. — *e'*, bras postérieur. — *e''*, bras antérieur. — *e'''*, bras antéro-interne (les autres lettres comme dans la figure précédente).

risée par la forme arrondie du lobe anal. Les baguettes calcaires ne sont pas treillissées. Chez le Pluteus des Spatangoïdes, il y a (fig. 279) autour de la bouche cinq paires de bras dirigés en avant et sur le lobe anal trois bras dirigés en arrière ; un de ceux-ci est impair et porté par le sommet du

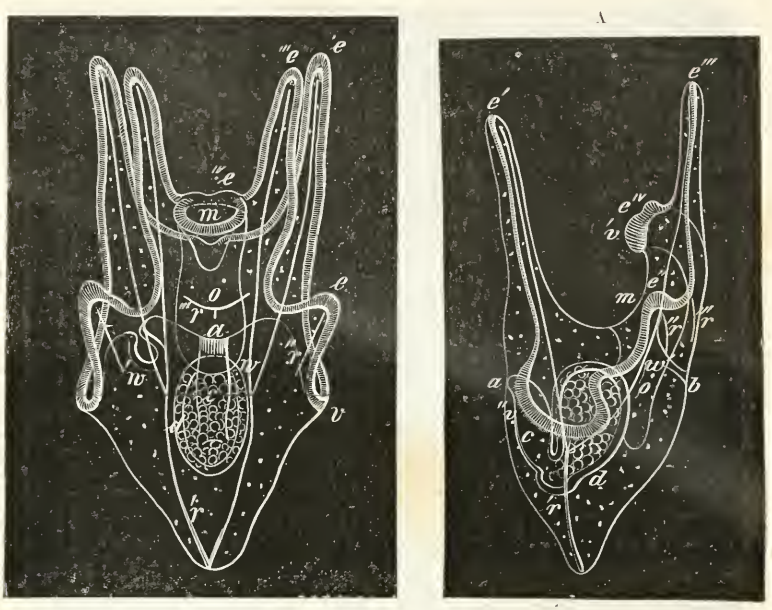


Fig. 287. — Larves de *Strongylocentrotus* vues de profil et par la face dorsale (empruntée à Agassiz) (*)

lobe anal. Tous les bras renferment des baguettes calcaires qui, pour les bras postérieurs, antéro-latéraux et le bras impair du lobe anal, sont treillissées. Il ne se développe pas d'épaulettes ciliées.

Des larves vivipares d'Echinides ont été décrites par Agassiz (1).

Le développement de l'Oursin permanent a été surtout observé par Agassiz et par Metschnikoff.

Dans le Pluteus de l'*Echinus lividus*, la première indication de l'adulte apparaît après le développement des trois premières paires de bras sous la forme d'une invagination du tégument du côté gauche entre les bras postérieur et antéro-latéral ; le fond de l'invagination est en contact avec la vésicule aquo-vasculaire (fig. 287, B, *w'*). La base de cette invagination devient très épaisse et forme le disque ventral du futur Oursin. Les parties qui rattachent ce disque au tégument externe deviennent au contraire minces et par le rétrécissement de l'orifice externe d'invagination et l'extension du disque épaissi forment à celui-ci une enveloppe appelée par Metschnikoff l'*amnios*. La vésicule aquo-vasculaire adjacente au disque développe cinq prolonge-

(1) Pour les Échinides vivipares (Voy. Agassiz. *Proceed. amer. Acad.*, 1875).

(*) *e''*, bras antéro-latéraux. — *v''*, épaulettes ciliées. — *w'*, invagination pour former le disque de Oursin (les autres lettres comme dans la figure précédente).

ments formant autant de pieds ambulacraires qui repoussent la surface du disque invaginé en un même nombre d'appendices. L'orifice externe de l'invagination du disque ne se ferme jamais, et, après le développement des pieds ambulacraires, commence à redevenir plus large ; et l'amnios à s'atrophier.

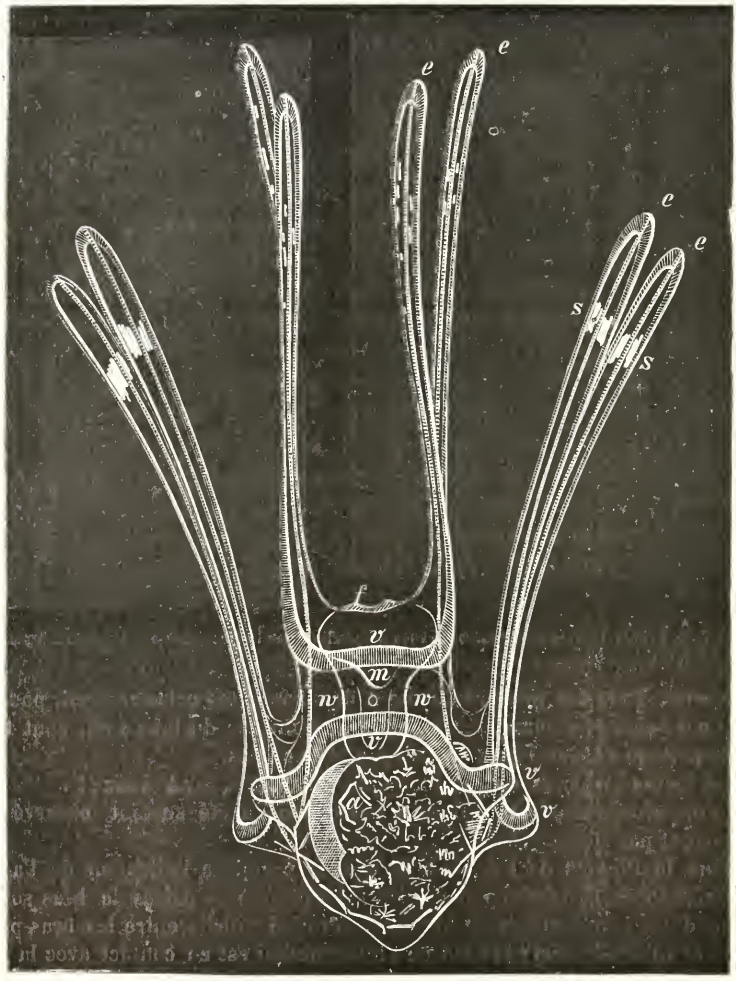


Fig. 288. — Larve complétement développée du *Strongylocentrotus* (empruntée à Agassiz) (*).

Les pieds ambulacraires font maintenant saillie par l'orifice de l'invagination. La surface dorsale et droite du Pluteus qui s'étend de façon à embrasser l'anus et l'orifice du canal madréporique forme la face abactinale ou dorsale du futur Oursin (fig. 288, *a*). Ce disque s'adapte à la face actinale invaginée qui se développe sur le côté gauche du Pluteus. Sur le côté droit de la larve

(*) La figure montre le disque abactinal du jeune Oursin entourant l'estomac larvaire (les lettres comme dans les figures précédentes).

(dorsal du futur Oursin) apparaissent deux pédicellaires et plus tard se forment des épines qui présentent d'abord une disposition annulaire autour du bord du disque primitivement plan. Pendant que ces changements s'effectuent et que les deux faces du futur Oursin se modèlent graduellement de façon à

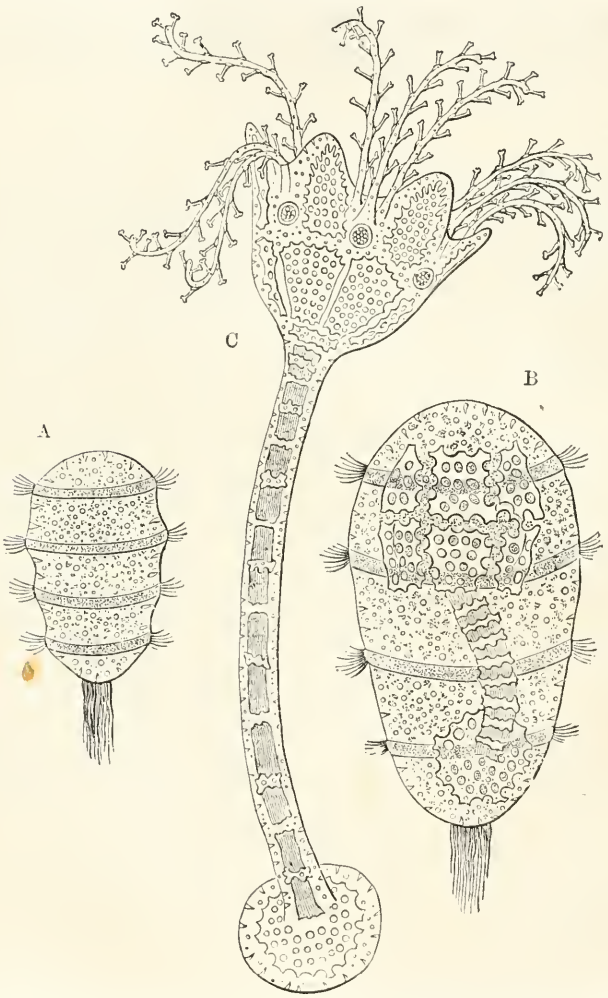


Fig. 289. — Trois stades du développement de l'*Antedon* (Comatule) (emprunté à Lubbock, d'après Thomson) (*).

prendre la forme d'un jeune Oursin, les bras du Pluteus avec le squelette qu'ils renferment s'atrophient peu à peu. Leur forme devient irrégulière, leur squelette se divise en petits fragments et ils sont peu à peu résorbés.

(*) A, larve immédiatement après l'éclosion. — B, larve avec rudiments des plaques calcaires. — C, larve pentacrinoïde.

Le cercle aquo-vasculaire est complet dès l'origine, de sorte que, comme chez l'*Asterias*, il est perforé au centre par un œsophage de nouvelle formation. D'après Agassiz, les cinq premiers tentacules ou pieds ambulacraires se développent en les canaux radiaires et forment les tentacules terminaux impairs exactement comme chez l'*Asterias* (1). Le *Spatangus* ne diffère dans son développement de l'*Echinus* qu'en ce que l'orifice de l'invagination qui forme le disque ventral se ferme complètement et que les pieds ambulacraires ont à traverser l'épiderme larvaire de l'amnios qui est rompu par là et plus tard rejeté.

Crinoïdes. — La larve de l'*Antedon*, encore dans l'œuf, prend une forme ovale et acquiert un revêtement cilié uniforme. Avant l'éclosion ce revêtement uniforme est remplacé par quatre bandes ciliées transversales et une touffe de cils à l'extrémité postérieure. A cet état, la larve sort de l'œuf (fig. 289, A) et devient bilatérale par l'aplatissement de la face ventrale. Sur la face aplatie apparaît une dépression ciliée correspondant à la position du blastopore maintenant fermé (Voy. p. 515). La troisième bande ciliée se recourbe en avant pour passer au-devant de cette dépression (fig. 290). En arrière de la dernière bande ciliée, il existe une petite dépression de fonction inconnue située aussi à la face ventrale. L'extrémité postérieure de l'embryon s'allonge pour former le rudiment de la future tige et une nouvelle dépression marquant la position de la future bouche fait son apparition à la partie antérieure et ventrale.

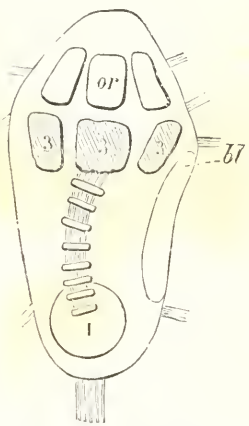


Fig. 290. — Larve d'*Antedon* avec les rudiments du squelette calcaire (empruntée à Carpenter, d'après Thomson) (*).

Pendant que les bandes ciliées ont encore leur développement complet, le squelette calcaire du futur calyce fait son apparition sous forme de deux rangées de chacune cinq plaques formées d'un réseau de spicules (fig. 289, B et 290). Les plaques du cercle antérieur sont appelées orales, celles du cercle postérieur, basales. Les premières entourent le sac péritonéal gauche, c'est-à-dire antérieur (voy. p. 515), les dernières, le sac droit, c'est-à-dire postérieur. Les deux rangées de plaques ne sont d'abord pas tout à fait transversales, mais forment deux cercles obliques, l'extrémité dorsale étant

(1) Götte (n° 549) appuyé par les observations plus anciennes et sur certains points très erronées de Müller et de Krohn a émis l'hypothèse que les canaux radiaires des Échinides et des Holothurides sont de nature différente de ceux des Astérides et des Ophiurides.

(*) 1, plaque terminale à l'extrémité de la tige. — 3, plaques basales. — *or*, plaques orales. — *bl*, position du blastopore.

en avant de l'extrémité ventrale. Bientôt ils deviennent transversaux, et la face orale, originellement un peu ventrale, est portée au centre de l'aire entourée par les plaques orales.

Par le changement de position de la face ventrale originelle relativement à l'axe du corps, la symétrie bilatérale de la larve fait place à une symétrie radiaire. Pendant que se forment les premiers éléments du calice, le squelette de la tige se constitue également. La plaque terminale se forme la première, puis les articles de la tige d'abord au nombre de huit. La plaque centro-dorsale se forme d'après Thomson comme l'article supérieur de la tige (1). La larve après l'achèvement de ces phénomènes est représentée dans la figure 289, B et d'une manière un peu plus diagrammatique dans la figure 290.

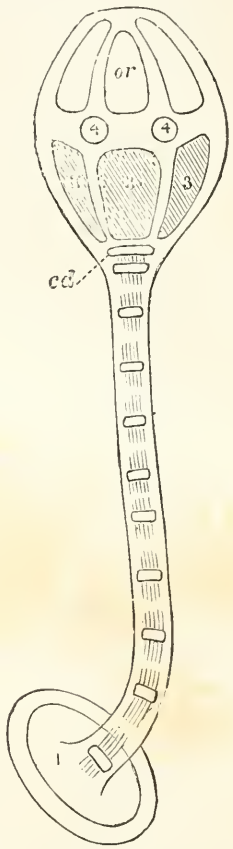


Fig. 291. — Jeune larve pentacrinoïde d'*Antedon* (empruntée à Carpenter, d'après Wyville Thomson) (*).

Après la formation de ces éléments du squelette, les bandes ciliées s'atrophient et bientôt après la larve se fixe par la plaque terminale de sa tige ; elle passe alors au stade pentacrinoïde. La larve à ce stade est représentée dans les figures 289, C et 291. De nouveaux articles s'ajoutent à l'extrémité supérieure de la tige près du calyce et un nouvel élément, les plaques radiales fait son apparition sous la forme d'un cercle de cinq petites plaques entre les plaques basales et les plaques orales et en alternance avec elles (fig. 289, B et 291). Le toit du vestibule oral (Voy. fig. 273 et p. 516) s'est rompu et la bouche s'est ainsi ouverte à l'extérieur. Autour de la bouche sont cinq lobes pétaloïdes supportés chacun par une des plaques orales (fig. 289, C). Dans leurs intervalles, cinq tentacules ramifiés et très contractiles qui étaient auparavant renfermés dans le vestibule font maintement saillie ; ils indiquent la position des futurs canaux radiaires et sont des diverticules du cercle aquo-vasculaire. A la base de chacun d'eux se forme bientôt une paire de

(1) Götte (n° 549), au contraire, soutient que la plaque centro-dorsale se développe par la coalescence d'une série de baguettes d'abord indépendantes qui apparaissent en même temps que les plaques basales et près de leur bord inférieur, et qu'elle est par conséquent semblable par son origine aux plaques basales.

(*) 1, plaque terminale de la tige. — *cd*, plaque centro-dorsale. — 3, plaques basales. — 4, plaques radiales. — *or*, plaques orales.

tentacules additionnels. Chaque tentacule primaire correspond à l'une des plaques radiales. Celles-ci occupent par conséquent, comme leur nom l'implique, une position radiale, tandis que les plaques basales et orales sont interradiales. Outre les tentacules radiaux contractiles, il se forme bientôt dix tentacules non contractiles qui sont aussi des diverticules du cercle aquo-vasculaire, deux dans chaque interradius.

Dans le cours de la suite du développement l'espace équatorial situé entre les plaques orales et les plaques basales s'étend et donne naissance à un large disque oral dont les côtés sont formés par les plaques radiales appuyées sur les plaques basales; au centre sont situées les cinq plaques orales, chacune avec son lobe spécial.

L'anus qui se forme du côté ventral au point où était le blastopore (voy. p. 517) s'entoure d'une plaque anale qui occupe une position interradiale à la surface du disque oral entre les plaques orales et les plaques radiales. Sur la plaque orale de l'interradius voisin est situé l'orifice d'un entonnoir unique conduisant dans la cavité générale et considéré par Ludwig comme équivalent à l'orifice du canal madréporique (p. 517) (1).

Les bras naissent du bord du vestibule, entraînant avec eux les prolongements tentaculaires du cercle aquo-vasculaire. Il se forme bientôt deux rangées additionnelles de plaques radiales.

La larve pentacrinoïde pédonculée se transforme par la résorption du pédoncule en *Antedon* adulte. Le pédoncule est remplacé fonctionnellement par une série de courts cirrhes naissant de la plaque centro-dorsale. Les cinq plaques basales se soudent en une seule plaque appelée la rosette, et les cinq plaques orales disparaissent, quoique les lobes sur lesquels elles étaient placées persistent. Dans quelques formes pédonculées telles que le *Rhizocrinus*, l'*Hyocrinus*, les plaques orales sont conservées d'une manière permanente. Les bras se bifurquent à l'extrémité de la troisième radiale, et la première radiale devient chez l'*Antedon rosacea* (mais non chez toutes les espèces d'*Antedon*), cachée de la surface par l'extension de la plaque centro-dorsale. Outre l'entonnoir unique présent chez la jeune larve, il s'en forme un grand nombre de nouveaux conduisant dans la cavité générale. Ces entonnoirs sont regardés par Ludwig comme équivalents à autant d'orifices du canal madréporique, et il se développe des diverticules du cercle aquo-vasculaire qui leur correspondent.

(1) Je n'ai pas essayé de discuter les homologies des plaques des larves d'Échinodermes parce que les critériums de cette discussion sont encore douteux eux-mêmes. Le lecteur peut consulter à ce sujet les mémoires de P. H. Carpenter (n° 548). Carpenter essaye de fonder ces homologies sur les relations des plaques avec les vésicules péritonéales primitives et je suis porté à croire que cette méthode de traiter les homologies est la véritable. Ludwig (n° 559) en regardant l'orifice du canal madréporique comme un point fixe est arrivé à des résultats très différents.

Comparaison des larves des Echinodermes et conclusions générales.

Dans une comparaison des divers types de larves des Echinodermes, il faut distinguer entre les formes libres et les formes vivipares ou fixées. Un examen très superficiel suffit à montrer que les formes libres se ressemblent beaucoup plus entre elles que les formes vivipares. Nous sommes par conséquent en droit de conclure que dans les formes vivipares le développement est abrégé et modifié.

Toutes les formes libres sont presque semblables dans leurs premiers stades après la formation de l'archentéron. La face située entre la future bouche et l'anus s'aplatit, et (excepté chez l'*Antedon*, le *Cucumaria*, le *Psolinus*, etc., qui en réalité ont un développement abrégé comme celui des formes vivipares) un bourrelet cilié se forme en avant de la bouche et un autre entre la bouche et l'anus. Cette forme larvaire représentée dans la figure 283, A, est le type d'où dérivent toutes les formes de larves d'Echinodermes.

Dans tous les cas, à l'exception de la Bipinnaria, les deux bourrelets ciliés s'unissent bientôt et constituent une seule couronne ciliée longitudinale post-orale.

Les larves dans la suite de leur développement subissent divers changements, et dans les stades plus avancés, on peut les diviser en deux groupes :

1° La larve Pluteus des Echinides et des Ophiurides.

2° Les types Auricularia (Holothurides) et Bipinnaria (Astérides).

Le premier groupe est caractérisé par le développement d'une série de bras entourant plus ou moins la bouche et supportés par des tiges calcaires. La bande ciliée persiste pendant toute la vie larvaire dans son état primitif de bande longitudinale simple. Il existe un lobe préoral très petit et un lobe oral au contraire très développé.

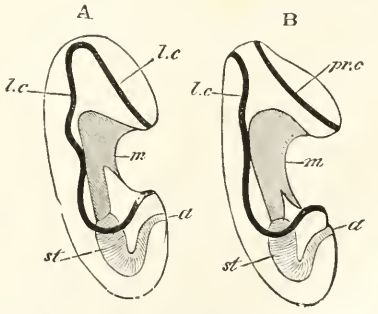


Fig. 292. — A, larve d'*Holothuride*. — B, larve d'*Astéride* (*).

L'Auricularia et la Bipinnaria se ressemblent par la forme, par le développement d'un grand lobe préoral, et par l'absence de squelette calcaire provisoire, mais diffèrent en ce que la bande ciliée est simple chez l'Auricularia (fig. 292 A) et double chez la Bipinnaria (fig. 292, B).

(*) *m*, bouche. — *st*, estomac. — *a*, anus. — *lc*, bande ciliée longitudinale primitive. — *pr.c*, bande ciliée pré-orale.

La larve Bipinnaria montre une grande tendance à développer des bras sans squelette, tandis que chez l'Auricularia la bande ciliée longitudinale se fragmente en une série de bandes ciliées transversales. Cet état est dans quelques cas atteint directement, et les larves qui sont dans ce cas se rapprochent évidemment des larves d'*Antedon* chez lesquelles l'état uniformément cilié fait place à un état avec quatre bandes transversales dont l'une est préorale.

Toutes ou presque toutes les larves d'Echinodermes ont une symétrie bilatérale, et comme tous les Echinodermes revêtent définitivement une symétrie radiaire, le type bilatéral doit nécessairement faire place au type radiaire.

Dans le cas des Holothurides et de l'*Antedon* et en général des types vivipares, ce changement s'effectue plus ou moins complètement pendant l'état embryonaire ; mais chez les types Bipinnaria et Pluteus, la symétrie radiaire ne devient apparente qu'après la résorption des appendices larvaires. C'est un fait remarquable qui semble vrai pour les Astérides, les Ophiurides, les Echinides et les Crinoïdes que le côté dorsal de la larve ne forme pas directement le disque dorsal de l'adulte, mais que le côté dorsal et droit forme la face dorsale ou abactinale, le côté ventral et gauche devenant la face actinale ou ventrale.

Il est intéressant de noter à propos des larves d'Echinodermes que les divers types de larves existants ont dû se former après la différenciation des groupes actuels d'Echinodermes ; autrement il serait nécessaire d'admettre l'hypothèse impossible que les différents groupes d'Echinodermes sont descendus séparément des divers types de larves. Les divers appendices spéciaux, etc., des différentes larves ont par conséquent une signification purement secondaire, et leur atrophie au moment du passage de l'état de larve à l'état adulte, qui n'est rien autre chose qu'une métamorphose compliquée, s'explique facilement.

A l'origine, sans doute, la transition de la larve à l'adulte était très simple comme elle l'est encore chez la plupart des Holothurides, mais les larves développant divers appendices provisoires, il est devenu nécessaire qu'ils soient résorbés dans le passage à l'état adulte.

Il devait évidemment être avantageux que leur résorption fût aussi rapide que possible, la larve en train de passer à l'état adulte étant dans une condition très défavorable. La métamorphose rapide que nous rencontrons chez les Astérides, les Ophiurides et les Echinides dans le passage de l'état larvaire à l'état adulte a sans doute été déterminée par cette raison.

Malgré la diversité des appendices provisoires possédés par les larves des Echinodermes ; il est possible, comme on l'a vu plus haut (p. 537), de reconnaître un type de larve dont toutes les formes existantes sont

des modifications. Ce type ne me paraît pas avoir d'affinités proches avec celui des larves d'aucun groupe décrit jusqu'ici. Il présente sans doute certaines ressemblances avec la trochosphère des Chétopodes des Mollusques, etc., mais les différences entre les deux types sont plus frappantes encore que les ressemblances. La larve d'Echinoderme diffère d'abord de la trochosphère par le caractère de la ciliation. L'une et l'autre commencent par être uniformément ciliées, mais tandis que la couronne préorale est presque invariable et qu'une couronne péri-anale est très commune chez la trochosphère, ces couronnes sont très rares dans les larves d'Echinodermes, et même lorsqu'elles existent (couronne préorale de la Bipinnaria et paquet péri-anal de l'*Antedon*) ne ressemblent guère aux formations plus ou moins similaires de la trochosphère. Les deux bourrelets ciliés (fig. 284, A) communs à toutes les larves d'Échinodermes qui se continuent plus tard en une couronne longitudinale n'ont encore été trouvés dans aucune trochosphère. Les bourrelets ciliés transversaux des larves d'Holothurides et de Crinoïdes sont sans importance dans la comparaison des larves trochosphères avec les larves d'Echinodermes puisque de telles couronnes se développent souvent d'une manière secondaire (Cf. le Pneumoderme et le Dentale parmi les Mollusques).

Les deux types diffèrent encore par le caractère du lobe préoral. Quoique l'on trouve souvent un lobe préoral chez les larves d'Échinodermes, il n'est jamais le siège d'un ganglion important (sus-œsophagien) et d'organes des sens spéciaux, comme c'est invariablement le cas dans la trochosphère.

On n'a trouvé dans la trochosphère rien d'analogue aux vésicules vaso-péritonéales des larves d'Échinodermes, et l'on n'a pas davantage trouvé dans les larves des Échinodermes les organes excréteurs caractéristiques de la trochosphère.

La larve qui se rapproche le plus de celle des Échinodermes est la larve du *Balanoglossus* décrite dans le chapitre suivant.

(542) Alex. Agassiz. *Revision of the Echini.* Cambridge, U. S. 1872-74.

(543) Alex. Agassiz. North American Starfishes (*Memoirs of the Museum of Comparative Anatomy and Zoology at Harvard College,* V, n° 1. 1877) (originellement publié en 1864).

(544) J. Barrois. Embryogénie de l'*Asteriscus verruculatus* (*Journal de l'Anat. et de la Phys.* 1879).

(545) A. Baur. Beitrage zur Naturgeschichte d. *Synapta digitata.* (*Nova act. acad. L. C. nat. cur.*, XXXI, 1864).

(546) H. G. Bronn. *Klassen u. Ordnungen etc. Strahlenthiere*, II. 1860.

(547) W. B. Carpenter. Researches on the structure, physiology and development of *Antedon* (*Phil. Trans.*, CLVI. 1866, et *Proceedings of the Roy. Soc.*, n° 166, 1876).

(548) P. H. Carpenter. On the oral et apical systems of the Echinoderms (*Quart. J. of Micr. Science,* XVIII, XIX. 1878-9 .

(549) A. Götte. Vergleichende Entwicklungsgeschichte d. *Comatula mediterranea* (*Arch. für mihr. Anat.*, XII. 1876).

(550) R. Greeff. Ueber die Entwicklung des *Asteracanthion rubens* vom Ei bis zur Bipinnaria u. Brachiolaria (*Schriften d. Gesellschaft zur Beförderung d. gesammten Naturwissenschaften zu Marburg*, XII. 1876).

(551) R. Greeff. Ueber den Bau u. die Entwicklung d. Echinodermen (*Sitz. d. Gesell z. Beförderung d. gesam. Naturwiss. zu Marburg*, n° 4. 1879).

(552 T. H. Huxley. Report upon the researches of Müller into the anat. and devel of the Echinoderms (*Ann. and Mag. of Nat. Hist.*, 2e sér., VIII. 1851).

(553) Koren and Danielssen. Observations sur la *Bipinnaria asterigera* (*Ann. Scien Nat.*, 3e sér., VII. 1847).

(554) Koren and Danielssen. Observations on the development of the Starfishes (*Ann. and Mag. of Nat. Hist.*, XX. 1857).

(555) A. Kowalevsky. Entwicklungsgeschichte d. Holothurien (*Mém. Ac. Pétersbourg*, 7e sér., XI, n° 6).

(556) A. Krohn. Beobacht. a. d. Entwickl. d. Holothurien u. Seeigel (*Müller's Archiv* 1851).

(557) A. Krohn. Ueb. d. Entwick. d. Seesterne u. Holothurien (*Müller's Archiv*, 1853)

(558) A. Krohn. Beobacht. üb. Echinodermenlarven (*Müller's Archiv*, 1854).

(559) H. Ludwig. Ueb. d. primar. Steinkanal d. Crinoideen. nebst vergl. anat. Bemerk üb. d. Echinodermen (*Zeit. f. wiss. Zool.*, XXXIV. 1880).

(560) E. Metschnikoff. Studien üb. d. Entwick. d. Echinodermen u. Nemertinen (*Mém. Ac. Pétersbourg*, 7e sér., XIV, n° 8. 1869).

(561) Joh. Müller. Ueb. d. Larven u. d. Metamorphose d. Echinodermen (*Abhandlungen d. Berlin. Akad.* (cinq mémoires), 1848, 49, 50, 52 (deux mémoires).

(562) Joh. Müller. Allgemeiner Plan d. Entwicklung d. Echinodermen (*Abhandl. d Berlin. Akad.*, 1853).

(563) E. Selenka. Zur Entwicklung d. Holothurien (*Zeit. f. wiss. Zool.*, XXVII. 1876)

(564) E. Selenka. Keimblätter u. Organanlage bei Echiniden (*Zeit. f. wiss. Zool.* XXXIII. 1879).

(565) Sir Wyville Thomson. On the Embryology of the Echinodermata (*Natural History Review*, 1864).

(566) Sir Wyville Thomson. On the Embryogeny of *Antedon rosaceus* (*Phil. Trans* 1865).

CHAPITRE XXI

ENTÉROPNEUSTES

La larve du *Balanoglossus* est désignée sous le nom de *Tornaria*. Le développement pré-larvaire n'est pas connu et le plus jeune stade (fig. 293) décrit jusqu'ici (Götte, n° 569) ressemble sur plusieurs points d'une manière remarquable à une jeune Bipinnaria.

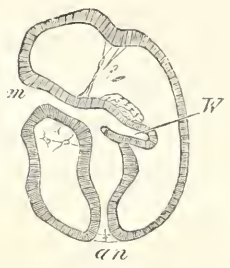


Fig. 293. — Stade jeune du développement de la Tornaria (d'après Götte) (*).

Une bouche (*m*) située à la face ventrale conduit dans un tube digestif terminé par un anus (*an*). Le lobe préoral est bien développé comme chez la Bipinnaria, mais il n'y a pas de lobe post-anal. Les bandes ciliées ont la même forme générale que chez la Bipinnaria ; il y a une bande préorale et une bande post-orale longitudinale, qui se rejoignent presque au sommet du lobe préoral (fig. 294). Une bande contractile rattache l'œsophage au sommet du lobe préoral, et il existe un diverticule (fig. 293, W) du tube digestif dirigé vers la face dorsale. Des cellules contractiles sont éparses entre la paroi du corps et l'intestin.

Au stade suivant (fig. 295, A) il se développe une bande transversale très apparente post-orale formée d'une seule rangée de cils, et les bandes originelles deviennent plus sinueuses. Ce qui était au stade précédent un diverticule du tube digestif est devenu une vésicule indépendante ouverte par un pore à la face dorsale (fig. 295, A, *w*). Le cordon contractile est maintenant inséré sur cette vésicule. Au point où ce cordon rejoint le sommet du lobe préoral entre les deux bandes ciliées antérieures s'est formé un épaississement de l'épiblaste (un ganglion ?) sur lequel sont placées deux taches oculiformes (fig. 294, *oc* et fig. 295, A). Une échancrure profonde entame la face ventrale de la larve.

La larve devenant plus âgée, les bandes ciliées originelles deviennent plus sinueuses, et il se forme (chez la larve de la Méditerranée) une seconde bande transversale entre la bande transversale primitive et

(*) W, vésicule dite aquo-vasculaire se développant comme un diverticule du mésentéron. — *m*, bouche. — *an*, anus.

l'anus. La vésicule aquo-vasculaire se prolonge en deux cornes, une de chaque côté de l'estomac. Il se forme également une vésicule pulsatile ou cœur (fig. 295 B, *ht*) qui d'après Spengel (n° 572) dérive d'un épaississement de l'épiderme. Elle s'enveloppe plus tard d'un péricarde et se loge dans une dépression de la vésicule aquo-vasculaire. Deux paires de diverticules situés l'un derrière l'autre naissent (Agassiz, n° 568) de la région gastrique du tube digestif. Les deux parties de chaque paire forment des compartiments aplatis qui, réunis, constituent une enveloppe complète aux parties adjacentes du tube digestif. Les deux parties de chaque paire se fusionnent et forment ainsi un cylindre à double paroi autour du tube digestif, mais leurs cavités restent séparées par une cloison dorsale et ventrale.

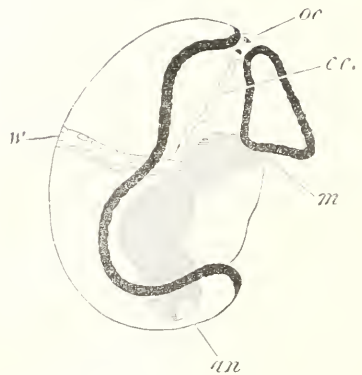


Fig. 294. — Jeune Tornaria (d'après Müller) (*).

Enfin (Spengel) la cavité du cylindre antérieur forme la région de la cavité générale située dans le cou de l'adulte, et celle du cylindre postérieur (fig. 295 B, *c*) le reste, de la cavité générale. Les cloisons qui séparent les deux moitiés de chacune persistent à l'état de mésentères dorsal et ventral.

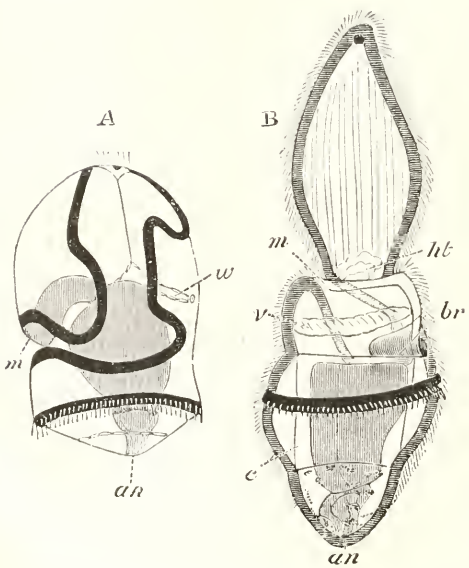


Fig. 295. — Deux stades du développement de la Tornaria (d'après Metschnikoff) (**).

La transformation de la Tornaria (fig. 295, A) en *Balanoglossus* (fig. 295, B), s'effectue en quelques heures et consiste principalement en certains chan-

(*) *m*, bouche. — *an*, anus. — *w*, vésicule aquo-vasculaire. — *oc*, taches oculiformes. — *c.c*, cordon contractile.

(**) Les lignes noires représentent les bandes ciliées.

m, bouche. — *an*, anus. — *br*, fente branchiale. — *ht*, cœur. — *c*, cavité générale entre les lames somatique et splanchnique du mésoblaste. — *w*, vésicule aquo-vasculaire. — *v*, vaisseau sanguin circulaire.

gements de configuration et en la disparition de la bande ciliée longitudinale.

Le corps du jeune *Balanoglossus* (fig. 295, B) est divisé en trois régions, la région proboscidienne, le cou et le tronc proprement dit. La région proboscidienne est formée par l'allongement du lobe préoral en un corps ovale portant les taches oculiformes à son extrémité et pourvu de forts muscles longitudinaux. Le cœur (*ht*) et la vésicule aquo-vasculaire sont situés près de sa base, mais le cordon contractile rattaché à la dernière n'existe plus. La bouche est située du côté ventral à la base du lobe préoral, et immédiatement en arrière d'elle est le cou. Le reste du corps est plus ou moins conique et est encore ceint de la bande ciliée transversale de la larve qui est située au milieu de la région gastrique dans l'espèce méditerranéenne, mais dans la région œsophagienne dans l'espèce américaine.

Le corps tout entier, y compris la trompe, acquiert un riche revêtement ciliaire.

Un des caractères les plus importants du *Balanoglossus* adulte consiste dans la présence d'organes respiratoires comparables aux fentes branchiales des Vertébrés. Les premières traces de ces formations se montrent distinctement pendant que la larve est encore à l'état de Tornaria comme une paire de poches dérivant de l'œsophage chez l'espèce de la Méditerranée et quatre paires chez l'espèce américaine (fig. 296, *br*).

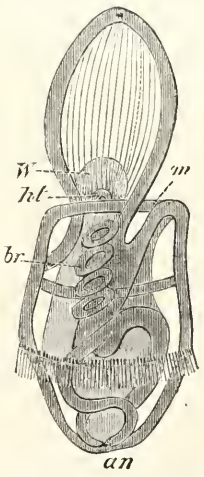


Fig. 296. — Stade avancé du développement du *Balanoglossus* avec quatre fentes branchiales (d'après Al. Agassiz) (*).

Chez la Tornaria de la Méditerranée, les deux poches rencontrent le tégument du côté dorsal, et chez le jeune *Balanoglossus* (fig. 295, B, *br*) s'ouvrent à l'extérieur sur la face dorsale. Dans l'espèce américaine les quatre premières poches n'ont pas d'orifices externes avant la formation de nouvelles poches. Celles-ci continuent à se former tant chez l'espèce américaine que probablement chez l'espèce méditerranéenne, mais la conversion de ces poches simples en l'organe branchial compliqué de l'adulte a été étudiée seulement, par Agassiz, (n° 368) dans la première. Il semblerait d'abord que la structure des fentes branchiales de l'adulte est beaucoup moins compliquée dans celle-ci que dans l'espèce méditerranéenne. Les poches simples du jeune deviennent très nombreuses. Elles sont d'abord circulaires, puis deviennent elliptiques et la paroi dorsale de chaque fente se plisse, dans la suite il se forme de nouveaux replis qui augmentent beaucoup la complexité des branchies. Les orifices externes ne se forment que relativement tard.

(*) *m*, bouche. — *an*, anus. — *br*, fente branchiale. — *ht*, cœur. — *W*, vésicule aquo-vasculaire.

Nos connaissances sur le développement des organes internes dues surtout à Agassiz sont encore imparfaites. Le système vasculaire apparaît de bonne heure sous la forme d'un vaisseau dorsal et d'un vaisseau ventral, terminés en pointe l'un et l'autre et en apparence aveugles à leurs deux extrémités. Les deux cornes de la vésicule aquo-vasculaire qui au stade Tornaria reposait sur l'estomac, s'étendent maintenant autour de l'œsophage et forment un cercle vasculaire antérieur qu'Agassiz décrit comme se mettant en rapport avec le cœur, quoiqu'il communique encore avec l'extérieur par le pore dorsal et semble entrer en rapport avec le reste du système vasculaire. D'après Spengel (n° 572) le vaisseau dorsal se met en rapport avec le cœur qui persiste pendant toute la vie dans la trompe : la cavité de la vésicule aquo-vasculaire forme la cavité de la trompe de l'adulte et son pore persiste comme un pore dorsal (et non ventral comme on le décrit généralement) communiquant avec l'extérieur.

Les taches oculiformes disparaissent.

La Tornaria est une forme larvaire très intéressante puisque sa structure est intermédiaire entre la larve des Échinodermes et le type trochosphère commun aux Mollusques, aux Chétopodes, etc. La forme du corps, surtout la forme de la dépression ventrale, le caractère de la bande ciliée longitudinale, la structure et la dérivation de la vésicule aquo-vasculaire et la formation des parois de la cavité générale par des diverticules gastriques sont tous des caractères qui indiquent une connexion avec les larves des Échinodermes.

D'un autre côté, les taches oculiformes situées à l'extrémité du lobe préoral (1), la bande contractile qui rattache l'œsophage à ces taches oculiformes (fig. 294), les bandes ciliées postérieures et l'anus terminal sont tous des caractères de trochosphère.

La persistance du lobe préoral pour former la trompe est intéressante comme tendant à montrer que le *Balanoglossus* est le représentant survivant d'un groupe primitif.

(567) A. Agassiz. Tornaria (*Ann. Lyceum Nat. Hist.* VIII. New York, 1866).

(568) A. Agassiz. The History of *Balanoglossus* and *Tornaria* (*Mem. Amer. Acad. of Arts and Scien.*, IX. 1873).

(569) A Götte. Entwicklungsgeschichte d. *Comatula Mediterranea* (*Archiv für mikr. Anat.* XII, p. 641. 1876).

(570) E. Metschnikoff. Untersuchungen üb. d. Metamorphose, etc. (*Tornaria.*) (*Zeit. für wiss Zool.*, XX. 1870).

(571) J. Müller. Ueb. d. Larven u. Metamor. d. Echinodermen (*Berlin Akad.*, 1849 et 1850).

(572) J. W. Spengel. Bau u. Entwicklung von Balanoglossus (*Tagebl. d. Naturf. Vers. München*, 1877).

(1) Il serait intéressant d'avoir de nouveaux renseignements sur la destinée de l'épaississement épiblastique voisin des taches oculiformes. Cet épaississement devrait être le ganglion sus-œsophagien, et il ne semble pas absolument impossible qu'il puisse donner naissance au cordon dorso-médian de la région colaire qui constitue, selon Spengel, le principal ganglion de l'adulte.

FIN DU PREMIER VOLUME.

BIBLIOGRAPHIE

L'ŒUF

Ouvrages généraux.

(1) Ed. van Beneden: Recherches sur la composition et la signification de l'œuf, etc. (*Mém. cour. de l'Acad. roy. des sciences de Belgique*, XXXIV. 1870).
(2) R. Leuckart. Artikel « Zeugung. » (R. Wagner's *Handwörterbuch d. Physiologie*, IV. 1853).
(3) Fr. Leydig. Die Dotterfurchung nach ihrem Vorkommen in d. Thierwelt u. n. ihrer Bedeutung (*Oken's Isis*. 1848).
(4) Ludwig. Ueber d. Eibildung im Thierreiche (*Arbeiten a. d. zool.-zoot. Institut. Würzburg*, I. 1874) (1).
(5) Allen Thomson. Article « Ovum » in Todd's *Cyclopædia of Anatomy and Physiology*, V. 1859.
(6) W. Waldeyer. *Eierstock u. Ei*. Leipzig, 1870.

L'ŒUF DES CŒLENTÉRÉS.

(7) Ed. van Beneden. De la distinction originelle du testicule et de l'ovaire (*Bull. Acad. roy. Belgique*, 3e série, XXXVII. 1874).
(8) R. et O. Hertwig. *Der Organismus d. Medusen*, Iena, 1878.
(9) N. Kleinenberg. *Hydra*. Leipzig, 1872.

L'ŒUF DES PLATYELMINTHES.

(10) P. Hallez. *Contributions à l'histoire naturelle des Turbellariés*. Lille, 1879.
(11) S. Max. Schultze. *Beiträge z. Naturgeschichte d. Turbellarien*. Greifswald, 1851.
(12) C. Th. von Siebold. Helminthologische beiträge (*Müller's Archiv*, 1836).
(13) C. Th. von Siebold. *Lehrbuch. d. vergleich. Anat. d. wirbellosen Thiere*. Berlin, 1848. Trad. franç. Paris, 1850.
(14) E. Zeller. Weitere Beiträge z. Kenntniss d. Polystomen (*Zeitschr. f. wiss. Zool.*, XXVII. 1876).

(Voy. aussi Ed. Van Beneden, n° 1.)

L'ŒUF DES ÉCHINODERMES.

(15) C. K. Hoffmann. Zur Anatomie der Echiniden u. Spatangen (*Niederländisch. Archiv. f. Zoologie*, I. 1871).

(1) Ce mémoire renferme un exposé critique très complet de la littérature.

(16) C. K. Hoffmann. Zur Anatomie der Asteriden (*Niederländisch. Archiv. f. Zoologie*, II. 1873).
(17) H. Ludwig. Beiträge z. Anatomie d. Crinoïden (*Zeitschr. f. wiss. Zool.*, XXVIII. 1877).
(18) Joh. Müller. Ueber d. Canal in d. Eiern d. Holothurien (*Müller's Archiv.*, 1854).
(19) C. Semper. *Holothurien* (Leipzig, 1868).
(20) E. Selenka. *Befruchtung d. Eies v. Toxopneustes variegatus*, 1878.

(Voy. aussi Ludwig (n° 4), etc.)

L'ŒUF DES MOLLUSQUES.

Lamellibranches.

(21) H. Lacaze-Duthiers. Organes génitaux des Acéphales Lamellibranches (*Ann. sc. nat.*, 4e série, II. 1854).
(22) W. Flemming. Ueber d. er. Entwicklung am Ei d. Teichmuschel (*Archiv f. mikr. Anat.*, X. 1874).
(23) W. Flemming. Studien üb. d. Entwickl. d. Najaden (*Sitz. d. k. Akad. Wiss. Wien.*, LXXI. 1875).
(24) Th. von Hessling. Einige Bemerkungen, etc. (*Zeitschr. f. wiss. Zool.*, V. 1854).
(25) H. von Jhering. Zur Kenntniss d. Eibildung bei d. Muscheln (*Zeitsch. f. wiss. Zool.*, XXIX. 1877).
(26) Keber. *De introitu spermatozoorum in ovula*, etc. Königsberg.
(27) Fr. Leydig. Kleinere Mittheilung, etc. (*Müller's Archiv.* 1854.)

Gastéropodes.

(28) C. Semper. Beiträge z. Anat. u. Physiol. d. Pulmonaten (*Zeitsch. f. wiss. Zool.*, VIII. 1857).
(29) H. Eisig. Beiträge z. Anat. u. Entw. d. Pulmonaten (*Zeit. f. wiss. Zool.*, XIX. 1869).
(30) Fr. Leydig. Ueber *Paludina vivipara* (*Zeit. f. wiss. Zool.*, II, 1850).

Céphalopodes.

(31) Al. Kölliker. *Entwicklungsgeschichte d. Cephalopoden.* Zurich., 1844.
(32) E. Ray. Lankester. On the developmental History of the Mollusca (*Phil. Trans.*, 1875).

L'ŒUF DES CHÉTOPODES.

(33) Ed. Claparède. Les Annélides Chétopodes du golfe de Naples (*Mém. de la Société de phys. et d'hist. nat. de Genève.* 1868-9 et 1870).
(34) E. Ehlers. *Die Borstenwürmer nach system. und anat. Untersuchungen.* Leipzig, 1864-68.
(35) E. Selenka. Das Gefässsystem d. *Aphrodite aculeata* (*Niederländisches Archiv f. Zool.*, II. 1873).

L'ŒUF DES DISCOPHORES.

(36) H. Dorner. Ueber d. Gattung *Branchiobdella* (*Zeit. f. wiss. Zool.*, XV. 1865).
(37) R. Leuckart. *Die menschlichen Parasiten.*
(38) Fr. Leydig. Zur Anatomie von *Piscicola geometrica*, etc. (*Zeit. f. wiss. Zool.*, I. 1849).
(39) C. O. Whitman. Embryology of *Clepsine* (*Quart. Journ. of. Micr. Sc.*, XVIII. 1878).

L'ŒUF DES GÉPHYRIENS.

(40) Keferstein u. Ehlers. *Zoologische Beiträge.* Leipzig, 1861.
(41) C. Semper. *Holothurien*, 1868, p. 145.

(42) J. W. Spengel. Beiträge z. Kenntniss d. Gephyreen (*Beiträge a. d. zool. Station z. Neapel.*, I 1879).
(43) J. W. Spengel. Anatomische Mittheilungen üb. Gephyreen (*Tagebl. d. Naturf. Vers.* München, 1877).

L'ŒUF DES NÉMATODES.

(44) Ed. Claparède. De la formation et de la fécondation des œufs chez les vers Nématodes (*Mém. de la Soc. de phys. et d'hist. nat. de Genève*, XV. 1859).
(45) R. Leuckart. *Die menschlichen Parasiten.*
(46) H. Munk. Ueb. Ei-u. Samenbildung u. Befruchtung b. d. Nematoden (*Zeit. f. wiss. Zool.*, IX. 1858).
(47) H. Nelson. On the reproduction of *Ascaris mystax*, etc. (*Phil. Trans.*, 1852).
(48) A. Schneider. *Monographie d. Nematoden.* Berlin, 1866.

L'ŒUF DES INSECTES.

(49) A. Brandt. *Ueb. das Ei u. seine Bildungsstätte.* Leipzig, 1878.
(50) T. H. Huxley. On the agamic reproduction and morphology of Aphis (*Linnean Trans.*, XXII. 1858). Voy. aussi *Manual of Invertebrated Animals.* 1877.
(51) R. Leuckart. Ueb. d. Micropyle u. den feinern Bau d. Schalenhaut bei den Insecteneiern (*Müller's Archiv.* 1855).
(52) Fr. Leydig. *Der Eierstock in die Samentasche d. Insecten.* Dresden, 1866.
(53) Lubbock. The ova and pseudova of Insects (*Phil. Trans.*, 1859).
(54) Stein. *Die weiblichen Geschlechtsorgane d. Käfer.* Berlin, 1847.
(Conf. Claus, Landois, Weissmann, Ludwig, n° 4).

L'ŒUF DES ARANÉIDES.

(55) Victor Carus. Ueb. d. Entwick. d. Spinneneies (*Zeit. f. wiss. Zool.*, II. 1850).
(56) V. Wittich. Die Entstehung d. Arachnideneies im Eierstock, etc. (*Müller's Archiv.* 1849).
(Conf. Leydig, Balbiani, Ludwig, etc., n° 4)

L'ŒUF DES CRUSTACÉS.

(57) Aug. Weissmann. Ueb. d. Bildung von Wintereiern bei *Leptodora hyalina* (*Zeit. f. wiss. Zool.*, XXVII. 1876).
(Pour la littérature générale, voy. aussi Ludwig, n° 4, et Ed. Van Beneden, n° 1).

L'ŒUF DES CHORDATA.

Urochorda (Tuniciers).

(58) A. Kowalevsky. Weitere Studien üb d. Entwicklung d. Ascidien (*Archiv f. mikr. Anat.*, VII. 1871).
(59) A. Kowalevsky. Ueb. Entwicklungsgeschichte d. Pyrosoma (*Arch. f. mikr. Anat.*, XI. 1875).
(60) Kupffer. Stammverwandtschaft zwischen Ascidien und Wirbelthieren (*Arch. f. mikr. Anat.*, VI. 1870).
(61) Giard. Études critiques des travaux, etc. (*Archives de Zool. expériment.*, I. 1872).
(62) C. Semper. Ueb. d. Entstehung, etc. (*Arbeiten a. d. zool.-zoot. Institut Würzburg*, II. 1875).

Cephalochorda.

(63) P. Langerhans. Z. Anatomie d. *Amphoxius lanceolatus*, p. 330-3 (*Archiv. f. mikr. Anat.*, XII. 1876).

Craniotes.

(64) F. M. Balfour. On the structure and development of the Vertebrate Ovary (*Quart. Journ. of micr. Science*, XVIII. 1878).

(65) Th. Eimer. Untersuchungen ü. d. Eier d. Reptilien (*Archiv. f. mikr. Anat.*, VIII. 1872).

(66) Pflüger. *Die Eierstöcke d. Säugethiere u. d. Menschen.* Leipzig, 1863.

(67) J. Foulis. On the development of the ova and structure of the ovary in Man and other Mammalia (*Quart. Journ. of. micr. Science*, XVI. 1876).

(68) J. Foulis. The development of the ova, etc. (*Journ. of. anat. and physiol.*, XIII. 1878-79).

(69) C. Gegenbaur. Ueb. d. Bau u. d. Entwicklung d. Wirbelthiereier mit partieller Dottertheilung (*Müller's Archiv.* 1861).

(70) Alex. Götte. *Entwicklungsgeschichte d. Unke.* Leipzig, 1875.

(71) W. His. *Untersuchungen üb. d. Ei u. d. Eientwicklung bei Knochenfischen.* Leipzig, 1873.

(72) A. Kölliker. *Entwicklungsgeschichte d. Menschen u. höheren Thiere.* Leipzig, 1878. Trad. franç. Paris, 1879 82.

(73) J. Müller. Ueb. d. zahlreichen Porenkanäle in d. Eikapsel d. Fische (*Müller's Archiv* 1854).

(74) W. H. Ransom. On the impregnation of the ovum in the Stickleback (*Proc. R. Society*, VII. 1854).

(75) C. Semper. Das Urogenitalsystem d. Plagiostomen, etc. (*Arbeiten a. d. zool.-zoot. Instit. Würzburg*, II. 1875).

(Cf. Ludwig, n° 4, Ed. Van Beneden, n° 1, Waldeyer, n° 6, etc.)

LA MATURATION ET LA FÉCONDATION DE L'ŒUF

(76) Auerbach. *Organologische Studien*, Heft 2. Breslau, 1874.

(77) Bambeke. Recherches s. l'embryologie des Batraciens (*Bull. de l'Acad. royale de Belgique*, 2e série, LXI. 1876).

(78) Ed. van Beneden. La maturation de l'œuf des Mammifères (*Bull. de l'Acad. royale de Belgique*, 2e série, XL, n° 12. 1875).

(79) Ed. van Beneden. Contributions à l'histoire de la vésicule germinative (*Bull. de l'Acad. royale de Belgique*, 2e série, XLI, n° 1. 1876).

(80) O. Bütschli. *Eizelle, Zelltheilung, und Conjugation der Infusorien.* Frankfurt, 1876.

(81) F. M. Balfour. On the Phenomena accompanying the Maturation and Impregnation of the Ovum (*Quart. J. of micr. Science*, XVIII. 1878).

(82) Calberla. Befruchtungsvorgang beim Ei von *Petromyzon Planeri* (*Zeit. f. wiss. Zool.*, XXX).

(83) W. Flemming. Studien in d. Entwickelungsgeschichte der Najaden (*Sitz. d. k. Akad. Wien*, LXXI. 1875).

(84) H. Fol. Die erste Entwickelung des Geryonideneies (*Jenaische Zeitschrift*, VII. 1873).

(85) H. Fol. Sur le développement des Ptéropodes (*Archives de Zoologie expérimentale et générale*, IV et V. 1875-6).

(86) H. Fol. Sur le commencement de l'Hénogénie (*Archives des Sciences physiques et naturelles*). Genève, 1877.

(87) H. Fol. *Recherches s. l. Fécondation et l. commen. d. l'Hénogénie.* Genève, 1879.

(88) R. Greeff. Ueb. d Bau u. d. Entwickelung d. Echinodermen (*Sitzun. der Gesellschaft z. Beförderung d. gesammten Naturwiss. z. Marburg*, n° 5, 1876).

(89) Oscar Hertwig. Beit. z. Kenntniss d. Bildung, d. thier. Eies (*Morphologisches Jahrbuch*, I. 1876).

(90) Oscar Hertwig. Id. (*Morphologisches Jahrbuch*, III. 1877).

(91) Oscar Hertwig. Weitere Beitrage etc. (*Morphologisches Jahrbuch*, III. 1877).

(92) Oscar Hertwig. Beit. z. Kenntniss etc. (*Morphologisches Jahrbuch*, IV. 1878)

(93) N. Kleinenberg. *Hydra*. Leipzig, 1872.
(94) C. Kupffer et B. Benecke. *Der Vorgang d. Befruchtung am Eie d. Neunaugen*. Königsberg, 1878.
(95) J. Œllacher. Beiträge zur Geschichte der Keimbläschens im Wirbelthiereie (*Archiv. f. Mikr. Anat.*, VIII. 1872).
(96) W. Salensky. Befruchtung u. Furchung d. Sterlets-Eies (*Zoologischer Anseiger*, n° 11. 1878).
(97) E. Selenka. *Befruchtung des Eies von Toxopneustes variegatus*. Leipzig, 1878.
(98) Strasburger. *Ueber Zellbildung u. Zelltheilung*. Iena, 1876.
(99) Strasburger. *Ueber Befruchtung u. Zelltheilung*. Iena, 1878.
(100) C. O. Whitman. The Embryology of Clepsine (*Quart. J. of Micr. Science*, XVII. 1878).

DIVISION DU NOYAU

(101) W. Flemming. Beiträge z. Kenntniss d. Zelle u. ihrer Lebenserscheinungen (*Archiv. f. Mikr. Anat.*, XVI. 1878).
(102) E. Klein. Observations on the glandular epithelium and division of nuclei in the skin of the Newt (*Quart. J. of. Micr. Science*, XIX. 1879).
(103) Peremeschko. Ueber d. Theilung d. thierischen Zellen (*Archiv. f. Mikr. Anat.*, XVI. 1878).
(104) E. Strasburger. Ueber ein z. Demonstration geeignetes Zelltheilungs-Object, *Sitz. d. Jenaischen Gesell. f. Med. u. Naturwiss.*, Juillet, 1879).

LA SEGMENTATION DE L'ŒUF

(105) E. Hæckel. Die Gastrula u. Eifurchung (*Jenaische Zeitschrift*, IX. 1877).
(106) Fr. Leydig. Die Dotterfurchung nach ihrem Vorkommen in d. Thierwelt u. in ihrer Bedeutung. (*Oken's Isis*. 1848).

OUVRAGES GÉNÉRAUX SUR L'EMBRYOLOGIE SYSTÉMATIQUE

(107) K. E. von Baer. *Ueb. Entwicklungsgeschichte d. Thiere*. Königsberg, 1828-1837.
(108) C. Claus. *Grundzüge d. Zoologie*. Marburg et Leipzig, 1879.
(109) C. Gegenbaur. *Grundriss. d. vergleichenden Anatomie*. Leipzig, 1878. Trad. franç. de la première édition. Paris, 1874. Trad. angl. *Elements of Comparative Anatomy*. Macmillan and Co., 1878.
(110) E. Hæckel. *Studien z. Gastræa-Theorie*. Jena, 1877 et *Jenaische Zeitschrift*. VIII et IX.
(111) E. Hæckel. *Schöpfungsgeschichte*. Leipzig. Trad. franç. : Histoire de la création. Paris, 1877. et Trad. angl. *The History of Creation*. King and Co., Londres, 1876.
(112) E. Haeckel. *Anthropogénie*. Leipzig. Trad. franç. Paris, 1878, et Trad. angl. *Anthropogeny*. Kegan Paul and Co., Londres, 1878.
(113) Th. H. Huxley. *The Anatomy of. Invertebrated Animals*. Churchill, 1877.
(114) E. R. Lankester. Notes on Embryology and Classification (*Quart. J. of Micr. Science*, XVII. 1877). Trad. franç. Paris, 1881.
(115) A.-S.-P. Packard. *Life Histories of Animals, including Man, or Outlines of Comparative Embryology*. Ilolt et Co., New-York, 1876.
(116) H. Rathke. *Abhandlungen z. Bildung-und Entwicklungsgesch. d. Menschen u d. Thiere*. Leipzig, 1833.

DICYÉMIDES

(117) Ed. van Beneden. Recherches sur les Dicyémides (*Bull. d. l'Académie roy. de Belgique*, 2e série, XLI (n° 6) et XLII (n° 7). 1876. — Le lecteur trouvera dans ce mémoire un exposé complet de la littérature.

(118) A. Kolliker. *Ueber Dicyema paradoxum den Schmarotzer der Venenanhänge der Cephalopoden.*

(119) Aug. Krohn. Ueb. d. Vorkommen von Entozoen (*Froriep Notizen*, VII. 1839).

ORTHONECTIDES

(120) Alf. Giard. Les Orthonectida classe nouv. d. Phylum des Vers (*Journal de l'Anat. et de la Physiol.*, XV. 1879).

(121) El. Metschnikoff. Zur Naturgeschichte d. Orthonectidae (*Zoologischer Anzeiger* (n° 40, 43). 1879).

PORIFÈRES.

(122) Ch. Barrois. Embryologie de quelques Éponges de la Manche (*Annales des Sc. nat. Zool.*, 6e série, III. 1876).

(123) Carter. Development of the marine Sponges (*Annals and Mag. of Nat. Hist.*, 4e série, XIV. 1874).

(124) Ganin (2). Zur Entwicklung d. *Spongilla fluviatilis* (*Zoologischer Anzeiger*, I (n° 9). 1878).

(125) Robert Grant. Observations and Experiments on the Structure and Functions of the Sponge (*Edinburgh Phil. J.*, XIII, XIV. 1825, 1826).

(126) E. Haeckel. *Die Kalkschwämme.* 1872.

(127) E. Haeckel. *Studien zur Gastræa-Theorie.* Iena, 1877.

(128) C. Keller. *Untersuchungen über Anatomie und Entwicklungsgeschichte einiger Spongien.* Basel, 1876.

(129) C. Keller. Studien üb. Organisation u. Entwick. d. Chalineen (*Zeit. f. wiss. Zool.*, XXVIII. 1879).

(130) Lieberkühn. Beitr. z. Entwick. d. Spongillen. (Müller's *Archiv*. 1856).

(131) Lieberkühn. Neue Beitrage zur Anatomie der Spongien. (Müller's *Archiv*. 1859).

(132) El. Metschnikoff. Zur Entwicklungsgeschichte der Kalkschwamme (*Zeit. f. wiss. Zool.*, XXIV. 1874).

(133) El. Metschnikoff. Beiträge zur Morphologie der Spongien (*Zeit f. wiss. Zool.*, XXVII. 1876).

(134) El. Metschnikoff. Spongiologische Studien (*Zeit. f. wiss. Zool.*, XXXII. 1879).

(135) Miklucho Maklay. Beitrage zur Kenntniss der Spongien (*Jenaische Zeitschrift*, IV. 1868).

(136) O. Schmidt. Zur Orientirung über die Entwicklung der Schwämme (*Zeit. f. wiss. Zool.*, XXV. 1875).

(137) O. Schmidt. Nochmals die Gastrula der Kalkschwämme (*Archiv für Mikr. Anat.*, XII. 1876).

(138) O. Schmidt. Das Larvenstadium von *Ascetta primordialis* und *Asc. clathrua* *Archiv für Mikr. Anat.*, XIV. 1877).

(139) F. E. Schulze. Ueber den Bau und die Entwicklung von *Sycandra raphanus* *Zeit. f. wiss. Zool.*, XXV. 1875).

(140) F. E. Schulze. Zur Entwicklungsgeschichte von *Sycandra* (*Zeit. f. wiss. Zool.*, XXVII. 1876).

(141) F. E. Schulze. Untersuchung en üb. d. Bau, etc. Die Gattung *Halisarca* (*Zeit. f. wiss. Zool.*, XXVIII. 1877).

(142) F. E. Schulze. Untersuchungen üb. d. Bau, etc. Die Metamorphose von *Sycandra raphanus* (*Zeit. f. wiss. Zool.*, XXXI. 1878).

(143) F. E. Schulze. Untersuchungen ü. d. Bau, etc. Die Familie Aplysinidæ (*Zeit. f. wiss. Zool.*, XXX. 1878).

(144) F. E. Schulze. Untersuchungen ü. d. Bau, etc. Die Gattung *Spongelia* (*Zeit. f. wiss. Zool.*, XXXII. 1878).

(1) Un mémoire russe du même auteur contient un exposé complet de ses observations avec des figures.

CŒLENTÉRÉS

Cœlentérés en général.

(145) Alex. Agassiz. *Illustrated Catalogue of the Museum of Comparative Anatomy at Harvard College* (n° 11). American Acalephæ. Cambridge, U. S. 1865.

(146) O. und R. Hertwig. *Der Organismus d. Medusæ u. seine Stellung z. Keimblättertheorie.* Iena, 1878.

(147) A. Kowalevsky. Untersuchungen üb. d. Entwicklung d. Cœlenteraten (*Nachrichten d. kaiser. Gesell. d. Freunde d. Naturerkenntniss d. Anthropologie u. Ethnographie.* Moscou, 1873 [en russe]). Extrait dans Hoffman u. Schwalbe. *Jahresberichte d. Anat. u. Phys.* 1873.

Hydrozoaires.

(148) L. Agassiz. *Contribution to the Natural History of the United States of America*, IV. Boston, 1862.

(149) G. J. Allman. *A Monograph of the Gymnoblastic or Tubularian Hydroids.* Ray. Society. 1871-2.

(150) G. J. Allman. On the structure and development of *Myriothela.* (*Phil. Trans* CLXV, p. 2.)

(151) P. J. van Beneden. Mém. sur les Campanulaires de la côte d'Ostende considérés sous le rapport physiologique, embryogénique, et zoologique. (*Nouv. Mém. de l'Acad. de Bruxelles*, XVII. 1844.)

(152) P. J. van Beneden. Recherches sur l'Embryogénie des Tubulaires et l'histoire naturelle des différents genres de cette famille qui habitent la côte d'Ostende. (*Nouv. Mém. de l'Acad. de Bruxelles*, XVII. 1844.)

(153) C. Claus. Polypen u. Quallen d. Adria. (*Denk. d. math.-naturwiss. Klasse der k. k. Akad. d. Wiss. Wien.*, XXXVIII. 1877.)

(154) J. G. Dalyell. *Rare and Remarkable Animals of Scotland.* Londres, 1847.

(155) H. Fol. Die erste Entwicklung d. Geryonideneies. (*Jenaische Zeitschrift*, VII. 1873.)

(156) Carl Gegenbaur. *Zur Lehre vom Generationswechsel und der Fortpflanzung bei Medusen und Polypen.* Würzburg, 1854.

(157) Thomas Hincks. On the development of the Hydroid Polypes, *Clavatella* and *Stauridia;* with remarks on the relation between the Polype and the Medusoid, and between the Polype and the Medusa. (*Brit. Assoc. Rep.* 1861.)

(158) E. Haeckel. *Zur Entwicklungsgeschichte d. Siphonophoren.* Utrecht, 1869.

(159) Th. H. Huxley. *Oceanic Hydrozoa.* Ray. Society, 1858.

(160) Geo. Johnston. *A History of British Zoophytes.* Edin. 1838, 2e édition. 1847.

(161) N. Kleinenberg. *Hydra, eine anatomisch-entwicklungsgeschichtliche Untersuchung.* Leipzig, 1872.

(162) El. Metschnikoff. Ueber die Entwicklung einiger Cœlenteraten (*Bull. de l'Acad. d. St-Pétersbourg*, XV. 1870.)

(163) El. Metschnikoff. Studien über Entwicklungsgeschichte d. Medusen u. Siphonophoren (*Zeit. f. wiss. Zool.*, XXIV. 1874.)

(164) H. N. Moseley. On the structure of the Stylasteridæ (*Phil. Trans.* 1878.)

(165) F. E. Schulze. *Ueber den Bau und die Entwicklung von Cordylophora lacustris.* Leipzig, 1871.

Actinozoaires.

(166) Al. Agassiz. *Arachnitis* (*Edwarsia*) *brachiolata* (*Proc. Boston Nat. Hist. Society*, 1860).

(167) Koch. Das Skelet d. Alcyonarien. (*Morpholog. Jahrbuch*, IV. 1878.)

(168) A. Kowalevsky. Z. Entwicklung d. Alcyoniden, *Sympodium coralloides* und *Clavularia crassa* (*Zoologischer Anzeiger* (n° 38). 1879).

(169) H. de Lacaze-Duthiers. *Histoire nat. du Corail.* Paris, 1864.

(170) H. de Lacaze-Duthiers. Développement des Coralliaires (*Archives de Zoologie expérimentale et générale*, I. 1872 et II. 1873).

(171) C. Semper. Ueber Generationswechsel bei Steinkorallen, etc. (*Zeit f. wiss. Zool.*, XXII. 1872).

Cténophores.

(172) Alex. Agassiz. Embryology of the Ctenophoræ (*Mem. of the Amer. Acad. of Arts and Sciences*, X (n° 111). 1874).

(173) G. J. Allman. Contributions to our knowledge of the structure and development of the Beroidæ (*Proc. Roy. Soc. Edinburgh*, IV. 1862).

(174) C. Chun. Das Nervensystem u. die Musculatur d. Rippenquallen (*Abhand. d. Senkenberg. Gesellsch.*, XI. 1879).

(175) C. Claus. Bemerkungen u. Ctenophoren. u. Medusen (*Zeit. f. wiss. Zool.* XIV. 1864).

(176) H. Fol. *Ein Beitrag z. Anat. u. Entwickl. einiger Rippenquallen.* 1869.

(177) C. Gegenbaur. Studien ü. Organis. u. System d. Ctenophoren (*Archiv f. Naturgesch.*, XXII. 1856).

(178) A. Kowalevsky. Entwicklungsgeschichte d. Rippenquallen (*Mém. Acad. St.-Pétersbourg*, VII, série, X (n° 4). 1866).

(179) J. Price. Embryology of Ciliogrades (*Proceed. of British Assoc.*, 1846).

(180) C. Semper. Entwicklung d. *Eucharis multicornis* (*Zeit. f. wiss. Zool.*, IX. 1858).

PLATYELMINTHES

Turbellariés

(181) Alex. Agassiz. On the young stages of a few Annelids (*Planaria angulata*) (*Annals Lyceum Nat. Hist. of New York*, VIII. 1866).

(182) Dalyell. *Powers of the Creator.*

(183) C. Girard. Embryonic development of *Planocera elliptica* (*Jour. of Acad. of Nat. Sci.* Philadelphia. New Series, II. 1854).

(184) Alex. Götte. Zur Entwicklungsgeschichte d. Seeplanarien (*Zoologischer Anzeiger* (n° 4). 1878).

(185) P. Hallez. Contributions à l'histoire naturelle des Turbellariés (*Trav. de l'instit. zool. de Lille.* 1879).

(186) Knappert. Bijdragen tot de Ontwikkelings-Geschiedenis der Zoetwater-Planarien (*Provinciaal Utrechtsch Genootschap van Kunsten en Wetenschappen*). Utrecht, 1865.

(187) W. Keferstein. Beiträge z. Anat. u. Entwick. ein. Seeplanarien von St. Malo (*Abh. d. könig. Gesell. d. Wiss. zu Göttingen.* XIV. 1868).

(188) El. Metschnikoff. Untersuchungen üb. d. Entwicklung. d. Planarien (*Notizen d. neurussischen Gesellschaft d. Naturforscher.* Odessa, V. 1877). Hoffman und Schwalbe's *Bericht* pour 1878.

(189) H. N. Moseley. On *Stylochus pelagicus* and a new species of pelagic Planarian, with notes on other pelagic species, on the larval forms of *Thysanozoon*, etc. (*Quart. Journ. of Micr. Science*, XVII. 1877).

(190) J. Müller. Ueber eine eigenthümliche Wurmlarva a. d. Classe d. Turbellarien, etc. (*Müller's Archiv f. Anat. u. Phys.* 1850).

(191) J. Müller. Ueber verschiedene Formen von Seethieren (*Müller's Archiv f. Anat. und Phys.* 1854).

Némertiens.

(192) J. Barrois. L'embryologie des Némertes (*An. Sc. nat.*, 6e série, VI. 1877).

(193) O. Bütschli (*Archiv f. Naturgeschichte.* 1873).

(194) A. Krohn. Ueb. Pilidium u. Actinotrocha. (*Müller's Archiv.* 1858).

(195) E. Desor. Embryology of Nemertes (*Proceedings of the Boston Nat. History Society*, VI. 1858).

(196) G. Dieck. Entwicklungsgeschichte d. Nemertinen (*Jenaische Zeitschrift*, VIII. 1874).

(197) C. Gegenbaur. Bemerkungen üb. *Pilidium gyrans*, etc. (*Zeitschrift für wiss. Zool.*, V. 1854).

(198) C. K. Hoffmann. Entwicklungsgeschichte von *Tetrastemma tricolor* (*Niederländisches Archiv*, III. 1876, 1877).

(199) C. K. Hoffmann. Zur Anatomie und Ontogenie von *Malacobdella* (*Niederländisches Archiv*, IV. 1877).

(200) W. C. Mc Intosh. *British Annelids. The Nemerteans.* Ray Society, 1873-4.

(201) Leuckart u. Pagenstecher. Untersuchungen üb. niedere Seethiere (*Müller's Archiv.* 1858).

(202) E. Metschnikoff. Studien üb. die Entwicklung d. Echinodermen u. Nemertinen (*Mém. Acad. imp. Pétersbourg*, VII, t. XIV, n° 8, 1869).

Trématodes.

(203) T. S. Cobbold. *Entozoa.* Londres, Groombridge and Son, 1864.

(204) T. S. Cobbold. *Parasites; a Treatise on the Entozoa*, etc. Londres, Churchill. 1879.

(205) Filippi. Mém. p. servir à l'histoire génétique des Trématodes (*Ann. Scien. nat.*, 4e sér., II. 1854, et *Mem. Acad. Torino.* 1855-1859).

(206) R. Leuckart. *Die menschlichen Parasiten*, I. 1863, p. 485 et seq.

(207) H. A. Pagenstecher. *Trematoden u. Trematodenlarven.* Heidelberg, 1857.

(208) C. Th. von Siebold. *Lehrbuch d. vergleich. Anat. wirbelloser Thiere.* Berlin, 1848. Trad. franç. *Manuel d'anatomie comparée.* Paris, 1850.

(209) J. J. S. Steenstrup. *Generationswechsel.* 1842.

(210) R. v. Willemoes-Suhm. Zur Naturgeschichte d. *Polystomum integerrimum*, etc. (*Zeit. f. wiss. Zool.*, XXII. 1872).

(211) R. v. Willemoes-Zuhm. Helminthologische Notizen III (*Zeit. f. wiss. Zool.*, XXIII. 1873). On trouvera dans ce mémoire un résumé des observations connues et de la littérature.

(212) G. R. Wagener. *Beiträge zur Entwicklungsgeschichte d. Eingeweidewürmer.* Haarlem, 1855.

(213) G. R. Wagener. Helminthologische Bemerkungen, etc. (*Zeit. f. wiss. Zool.* IX. 1850.)

(214) G. R. Wagener. Ueb. *Gyrodactylus elegans* (*Archiv f. Anat. u. Phys.* 1860).

(215) E. Zeller. Untersuchungen üb. d. Entwicklung. d. *Diplozoon paradoxum* (*Zeit. f. wiss. Zool.*, XXII. 1872).

(216) E. Zeller. Untersuchungen ü. d. Entwick. u. Bau d. *Polystomum integerrimum* (*Zeit. f. wiss. Zool.*, XXII. 1876).

(217) E. Zeller. Weitere Beiträge z. Kenntniss d. Polystomen (*Zeit. f. wiss. Zool.*, XXVII. 1876).

Cestodes.

(218) Ed. van Beneden. Recherches sur la composition et la signification de l'œuf (*Mém. cour. Acad. roy. Belgique*, XXXIV. 1868).

(219) P. J. van Beneden. Les vers Cestoïdes considérés sous le rapport physiologique, embryogénique, etc. (*Bul. Acad. Scien. Bruxelles*, XVII. 1850).

(220) T. S. Cobbold. *Entozoa.* Londres. Groombridge and Son. 1864.

(221) T. S. Cobbold. *Parasites; a treatise on the Entozoa*, etc. Londres. Churchill, 1879.

(222) T. H. Huxley. On the Anatomy and Development of *Echinococcus veterinorum* (*Proc. Zool. Soc.*, XX. 1852).

(223) J. Knoch. Die Naturgesch. d. breiten Bandwürmer (*Mém. Acad. Imp. Petersbourg*, V, sér. 7. 1863).

(224) F. Küchenmeister. Ueber d. Umwandlung d. Finnen Cysticerci in Bandwürmer (Tænien) (*Prag Vierteljahrsschr.* 1852).

(225) F. Küchenmeister. Experimente üb. d. Entstehung d. Cestoden. 2e Stufe zunächst d. *Cœnurus cerebralis.* Günsburg (*Zeitsch. klin. Med.*, IV. 1853).

(226) R. Leuckart. *Die Menschlichen Parasiten*, I. Leipzig, 1863. Voy. aussi les additions à la fin du 1er et du 2e volume.

(227) R. Leuckart. *Archigetes Sieboldii*, eine geschlechtsreife Cestodenamme (*Zeit. f. wiss. Zool.*, XXX. *Supplément*, 1878).

(228) El. Metschnikoff. Observations sur le développement de quelques Animaux (*Bothriocephalus proboscideus*) (*Bull. Acad. Imp. St-Pétersbourg*, XIII. 1869).

(229) W. Salensky. Ueb. d. Bau u. d. Entwicklungsgeschichte d. *Amphilina* (*Zeit. f. wiss. Zool.*, XXIV. 1874).

(230) Von Siebold. Burdach's *Physiologie*.

(231) R. von Willemoes-Suhm. Helminthologische Notizen (*Zeit. f. wiss. Zool.*, XIX. XX. XXII. 1869, 70 et 73).

ROTIFÈRES

(232) F. Cohn. Ueb. d. Fortpflanzung von Räderthiere (*Zeit. f. wiss. Zool.*, VII. 1856).

(233) F. Cohn. Bemerkungen ü. Raderthiere (*Zeit. f. wiss. Zool.*, IX. 1858, XII. 1862).

(234) T. H. Huxley. *Lacinularia socialis* (*Trans. of the Microscopical Society*. 1853).

(235) Fr. Leydig. Ueb. d. Bau u. d. systematische Stellung d. Räderthiere (*Zeit. f. wiss. Zool.*, VI. 1854).

(236) W. Salensky. Beit. z. Entwick. von *Brachionus ureeolaris* (*Zeit. f. wiss. Zool.*, XXII. 1872).

(237) C. Semper. Zoologische Aphorismen. *Trochosphæra æquatorialis* (*Zeit. f. wiss. Zool.*, XXII. 1872).

MOLLUSQUES

Mollusques en général.

(238) T. H. Huxley. On the morphol. of the Cephal. Mollusca (*Phil. Trans.* 1853).

(239) E. R. Lankester. On the developmental history of the Mollusca (*Phil. Trans.* 1875).

(240) H. G. Bronn et W. Keferstein. *Die Klassen u. Ordnungen d. Thierreichs*, III. 1862-1866.

Gastéropodes et Ptéropodes.

(241) J. Alder and A. Hancock. Devel. of Nudibr. (*Ann. and Magaz. nat. Hist.*, XII. 1843).

(242) N. Bobretzky. Studien über die embryonale Entwicklung d. Gasteropoden (*Archiv f. mikr. Anat.*, XIII).

(243) W. K. Brooks. Preliminary Observations on the Development of marine Gasteropods (*Chesapeake Zoological Laboratory*, Session of 1878. Baltimore, 1879).

(244) O. Bütschli. Entwicklungsgeschichtliche Beitrage (*Paludina vivipara*) (*Zeit. f. wiss. Zool.*, XXIX. 1877).

(245) W. Carpenter. On the devel. of the embr. of *Purpura lapillus* (*Trans. micros. Soc.*, 2e sér., III. 1855).

(246) W. Carpenter. On the devel. of the *Purpura* (*Ann. and Mag. of Nat. Hist.* 2e sér., XX. 1857).

(247) E. Claparède. Anatomie u. Entwickl. der *Neritina fluviatilis* (*Müller's Archiv.* 1857).

(248) H. Eisig. Beitr. z. Anat. u. Entwickl. der Geschlechtsorg. von *Lymnæus* (*Zeitschr. f. wiss. Zool.*, XIX. 1869).

(249) H. Fol. Sur le développement des Ptéropodes (*Archiv. d. zool. expérim. et générale*, IV. 1875).

(250) H. Fol. Sur le développement des Gastéropodes pulmonés (*Compt. rend.* 1875, p. 523-526).

(251) H. Fol. Sur le développement des Hétéropodes (*Archiv. de zool. expérim. et générale*, V. 1876).

(252) C. Gegenbaur. Beit. z. Entwicklungsgesch. der Landgasteropoden (*Zeitschr. f. wiss. Zool.*, III. 1851).

(253) C. Gegenbaur. *Untersuch. üb. Pteropoden u. Heteropoden.* Leipzig, 1855.

(254) H. von Jhering. Entwicklungsgeschichte von *Helix* (*Jenaische Zeitschrift*, IX. 1875).

(255) W. Keferstein and E. Ehlers. Beob. üb. d. Entwckl. v. *Æolis peregr.* (*Zool. Beitr.* 1861).

(256) J. Koren et D. C. Danielssen. Bemärk. til Mollusk Udvikling. (*Nyt. Mag. f. Naturwidensk.*, V. 1847. *Isis*, p. 202. 1848).

(257) J. Koren et D. C. Danielssen. *Bidrag til Pectinibr. Udvikl.* Bergen, 1851 (supplément, 1852). (*Ann. and Mag. Nat. Hist.* 1857.)

(258) A. Krohn. Beobacht. aus Entwickl. der Pteropoden u. Heterop. (*Müller's Archiv*, 1856-1857).

(259) A. Krohn. *Beitr. zur Entwickl. der Pteropoden u. Heteropoden.* Leipzig, 1860.

(260) H. de Lacaze-Duthiers. Mém. sur l'anat. et l'embryog. des Vermets, 2e partie (*Ann. sc. nat.*, 4e sér., XIII. 1860).

(261) P. Langerhans. Zur Entwickl. der Gasterop. Opisthobr. (*Zeitschr. f. wiss. Zool.*, XXIII. 1873).

(262) E. R. Lankester. On the development of the Pond-Snail (*Quart. J. of Micr., Sc.*, XIV. 1874).

(263) E. R. Lankester. On the coincidence of the blastopore and anus in *Paludina vivipara* (*Quart. J. of Micr. Scie.*, XVI. 1876).

(264) F. Leydig. Ueber *Paludina vivipara* (*Zeitschr. f. wiss. Zool.*, II. 1850).

(265) J. Müller. *Ueber Synapta dig. u. üb. d. Erzeug. v. Schnecken in Holoth.* 1852.

(266) J. Müller. Bemerk. aus d. Entwickl. der Pteropoden (*Monatsber. Berl. Akad.* 1857).

(267) C. Rabl. Die Ontogenie d. Süsswasser-Pulmonaten (*Jenaische Zeitschrift*, IX. 1875).

(268) C. Rabl. Ueb. d. Entwick. d. Tellerschnecke (*Planorbis*) (*Morph. Jahrbuch*, V. 1879).

(269) W. Salensky. Beitr. zur Entwickl. d. Prosobr. (*Zeitsch. f. wiss. Zool.*, XXII. 1872.)

(270) O. Schmidt. Ueb. Entwick. von *Limax agrestis* (*Müller's Archiv*, 1851).

(271) Max. S. Schültze. Ueber d. Entwick. des *Tergipes lacinulatus* (*Arch. f. Naturg.*, XV. 1849).

(272) E. Selenka. Entwick. von *Tergipes elaviger* (*Niederl. Arch. f. Zool.*, I. 1871).

(273) E. Selenka. Die Anlage d. Keimbl. bei *Purpura lapillus* (*Niederl. Arch. f. Zool.*, I. 1872).

(274) C. Semper. Entwickl. der *Ampullaria polita*, etc. (*Natuurk Verhandl. Utrechts Genootsch.* 1862).

(275) An. Stecker. Furchung u. Keimblatterbildung bei *Calyptræa* (*Morphol. Jahrbuch*, II. 1876).

(276) A. Stuart. Ueb. d. Entwickl. einiger Opisthobr. (*Zeitschr. f. wiss. Zool.*, XV. 1875).

(277) N. A. Warneck. Ueber d. Bild. u. Entwick. d. Embryos bei Gasterop. (*Bullet. Soc. natural. de Moscou*, XXIII. 1850).

Céphalopodes.

(278) P. J. van Beneden. Recherches sur l'Embryogénie des Sépioles (*Nouv. Mém Acad. de Bruxelles*, XIV. 1841).

(279) N. Bobretzky. Observations sur le développement des Céphalopodes (en russe). (*Nachrichten d. kaiserlichen Gesell. d. Freunde der Naturwiss. Anthropolog. Ethnogr. bei d. Universität Moskau*).

(280) H. Grenacher. Zur Entwicklungsgeschichte d. Cephalopoden (*Zeit. f. wiss. Zool.*, XXIV. 1874).

(281) A. Kölliker. *Entwicklungsgeschichte d. Cephalopoden.* Zürich, 1844.

(282) E. R. Lankester. Observations on the development of the Cephalopoda (*Quart. Journ. of Micr. Science*, XV. 1875).

(283) E. Metschnikoff. Le développement des Sépioles (*Archiv. d. Sc. phys. et nat.*, XXX. Genève, 1867).

Polyplacophores.

(284) A. Kowalewski. Ueb. d. Entwick. d. Chitonen (*Zoologischer Anzeiger*, n° 37, 1879).

(285) S. L. Loven. Om utvecklingen hos slägtet Chiton (*Stockholm öfversigt*, XII, 1855. *Ann. and Mag. of Nat. Hist.*, XVII. 1856, *Archiv f. Naturgeschichte.* 1856.)

Scaphopodes.

(286) H. de Lacaze-Duthiers. Développement du Dentale (*Ann. d. Sci. Nat.*, 4e sér., VI. 1857).

Lamellibranches.

(287) M. Braun. Postembryonale Entwicklung d. Süsswasser-Muscheln (*Zoologischer Garten*).

(288) C. G. Carus. Neue Untersuch. üb. d. Entwickl. unserer Flussmuschel (*Verh. Leop.-Car. Akad.*, XVI. 1832).

(289) W. Flemming. Studien in d. Entwicklungsgeschichte der Najaden (*Sitz. d. k. Akad. Wiss. Wien.*, LXXI. 1875).

(290) F. Leydig. Ueber *Cyclas Cornea* (*Müller's Archiv*, 1855).

(291) S. L. Loven. Bidrag til Kännedom om Utweckl. af Moll. Acephala Lamellibr. (*Vetensk. Akad. Handl.* 1848; *Arch. f. Naturg.* 1849).

(292) C. Rabl. Ueber d. Entwicklungsgeschichte d. Malermuschel (*Jenaische Zeitschrift*, X. 1876).

(293) W. Salensky. Bemerkungen über Haeckels Gastræa-Theorie (*Ostrea*) (*Arch. f. Naturg.* 1874).

(294) O. Schmidt. Ueb. d. Entwick. von *Cyclas calyculata.* (Müller's *Arch.* 1854).

(295) O. Schmidt. Zur Entwickl. der Najaden (*Wien. Sitzungsber. math.-nat. Kl.*, XIX. 1856).

(296) P. Stepanoff. Ueber die Geschlechtsorgane u. die Entwicklung von *Cyclas* (*Archiv. f. Naturgeschichte.* 1865).

(297) H. Lacaze-Duthiers. Développement d. branchies d. Mollusques Acéphales (*Ann. Sc. nat.*, 4e sér., V. 1856).

POLYZOAIRES

Polyzoaires en général.

(298) J. Barrois. *Recherches sur l'embryologie des Bryozoaires.* Lille, 1877.

Entoproctes.

(299) B. Hatschek. Embryonalentwicklung u. Knospung d. *Pedicellina echinata* (*Zeitschrift für wiss. Zool.*, XXIX. 1877).

(300) M. Salensky. Études sur les Bryozoaires entoproctes (*Ann. scien. nat.*, 6e sér. V. 1877).

(301) O. Schmidt. Die Gattung *Loxosoma* (*Archiv f. mik. Anat.*, XII. 1876).

(302) C. Vogt. Sur le Loxosome des Phascolosomes (*Archives de Zool. expér. et génér.* V. 1876).

(303) C. Vogt. Bemerkungen zu Dr Hatschek's Aufsatz üb. Embryonalentwicklung u. Knospung von *Pedicellina echinata* (*Zeit. f. wiss. Zool.*, XXX. 1878).

Ectoproctes.

(304) G. J. Allman. *Monograph of fresh water Polyzoa.* Ray Society.

(305) G. J. Allman. On the structure of Cyphonautes (*Quart. J. of micr. Sc.*, XII. 1872).

(306) G. J. Allman. On the structure and development of the Phylactolæmatous Polyzoa (*Journal of the Linnean Society*, XIV, n° 77. 1878).

(307) J. Barrois. Le développement d. Bryozoaires Chilostomes (*Comptes rendus de l'Acad. des sc.*, 23 sept. 1878).

(308) E. Claparède. Beiträge zur Anatomie u. Entwicklungsgeschichte d. Seebryozoen (*Zeit. für wiss. Zool.*, XXI. 1871).

(309) E. Claparède. Cyphonautes (*Anat. u. Entwick. wirbell. Thiere*. Leipzig, 1864).

(310) R. E. Grant. Observations on the structure and nature of Flustræ (*Edinburgh new Philosoph. Journal*, 1827).

(311) B. Hatschek. Embryonalentwicklung u. Knospung d. *Pedicellina echinata* (Description du Cyphonautes). (*Zeit. f. wiss. Zool.*, XXIX. 1877.)

(312) T. H. Huxley. Note on the reproductive organs of the Cheilostome Polyzoa (*Quart. Jour. of Micr. Science*, IV. 1856).

(313) L. Joliet. Contributions à l'histoire naturelle des Bryozoaires des côtes de France (*Archives de Zoologie Expérimentale*, VI. 1877).

(314) E. Metschnikoff. Ueber d. Metamorphose einiger Sectliere (*Göttingische Nachrichten*, 1869).

(315) E. Metschnikoff (*Bull. de l'Acad. de St-Pétersbourg*, XV. 1871, p. 507).

(316) H. Nitsche. Beiträge zur Kenntniss d. Bryozoen (*Zeit. f. wiss. Zool.*, XX. 1870).

(317) W. Repiachoff. Zur Naturgeschichte d. chilostomem Seebryozoen (*Zeit. f. wiss. Zool.*, XXVI. 1876).

(318) W. Repiachoff. Ueber die ersten Entwicklungsvorgänge bei *Tendra zostericola* (*Zeit. für wiss. Zool.*, XXX. 1878. Supplément).

(319) W. Repiachoff. Zur Kenntniss der Bryozoen (*Zoologischer Anzeiger*, n° 10, I. 1878).

(320) W. Repiachoff. Bemerkungen üb. Cyphonautes (*Zoologischer Anzeiger*, II. 1879).

(321) M. Salensky. Untersuchung an Seebryozoen (*Zeit. für wiss. Zool.*, XXIV. 1874).

(322) A. Schneider. Die Entwicklung u. syst. Stellung d. Bryozoen u. Gephyreen (*Archiv f. mikr. Anat.*, V. 1869).

(323) Smitt. Om Hafsbryozoernas utveckling och fettkroppar. (*Aftryck ur öfvers. af Kong. Vet. Akad. Förh.* Stockholm, 1865).

(324) T. Hincks. *British marine Polyzoa*. Van Voorst, 1880.

[Voy. aussi les travaux de Farre, Hincks, Van Beneden, Dalyell, Nordmann.]

BRACHIOPODES

(325) W. K. Brooks. Development of *Lingula* (*Chesapeake Zoological Laboratory, scientific Results of the Session of* 1878. Baltimore, J. Murphy and Co.).

(326) A. Kowalevsky. Développement des Brachiopodes. Protocole de la première session des sections réunies d'anatomie, de physiologie et d'anatomie comparée à la réunion des naturalistes russes à Kasan, en 1873 (en russe).

(327) H. de Lacaze-Duthiers. Histoire de la Thécidie (*Ann. scien. nat.*, 4e sér., XV. 1861).

(328) Morse. On the Early Stages of *Terebratulina septentrionalis* (*Mem. Boston Soc. Nat. History*, II. 1869; *Ann. and Mag. of Nat. Hist.*, 4e sér., VIII. 1871).

(329) Morse. On the Embryology of *Terebratulina* (*Mem. Boston Soc. Nat. History* III, 1873).

(330) Morse. On the Systematic Position of the Brachiopoda (*Proceedings of the Boston Soc. of Nat. Hist.*, 1873).

(331) Fritz Müller. Beschreibung einer Brachiopoden Larve (*Müller's Archiv*, 1860).

CHÉTOPODES

(332) Alex. Agassiz. On the young stages of a few Annelids (*Annals Lyceum Nat. Hist. of New York*, VIII. 1866).

(333) Alex. Agassiz. On the embryology of *Autolytus cornutus* and alternations of generations, etc. (*Boston Journal of Nat. History*, VII. 1859-63).

(334) W. Busch. *Beobachtungen ü. Anat. u. Entwick. einiger wirbelloser Seethiere*, 1851.

(335) Ed. Claparède. *Beobachtungen ü. Anat. u. Entwick. wirbelloser Thiere an d. Küste von Normandie*. Leipzig, 1863.

(336) Ed. Claparède u. E. Metschnikoff. Beiträge z. Kenntniss üb. Entwicklungsgeschichte d. Chætopoden (*Zeit. f. wiss. Zool*, XIX. 1869).

(337) E. Grube. *Untersuchungen üb. Entwicklung d. Anneliden*. Königsberg, 1844.

(338) B. Hatschek. Beitrage z. Entwick. u. Morphol. d. Anneliden (*Sitz. d. k. Akad. Wiss. Wien*, LXXIV. 1876.

(339) B. Hatschek. Studien über Entwicklungsgeschichte der Anneliden. (*Arbeiten aus d. zoologischen Institute d. Universität Wien. von C. Claus*, III. 1878.)

(340) Th.-H. Huxley. On hermaphrodite and fissiparous species of tubicolar Annelidæ (*Protuta*). (*Edinburgh New Phil. Journal*, I. 1855.)

(341) N. Kleinenberg. The development of the Earthworm *Lumbricus trapezoïdes* (*Quart. J. of Micr. Science*, XIX. 1879.) *Sullo sviluppo del Lumbricus trapezoïdes*. Napoli, 1878.

(342) A. Kowalevsky. Embryologische Studien an Würmern u. Arthropoden (*Mém. Acad. Pétersbourg*, 7e sér., XVI. 1871).

(343) A. Krohn. Ueber die Erscheinungen bei d. Fortpflanzung von *Syllis prolifera* u. *Autolytus prolifer* (*Archiv f. Naturgesch.* 1852).

(344) R. Leuckart. Ueb. d. Jugendzustande ein. Anneliden, etc. (*Archiv f. Naturgesch.* 1855).

(345) S. Lovén. Beobachtungen ü. die Metamorphose von Anneliden (*Wiegmann's Archiv*, 1842).

(346) E. Metschnikoff. Ueber die Metamorphose einiger Seethiere (*Mitraria*) (*Zeit. f. wiss. Zool.*, XXI. 1871).

(347) H. Milne-Edwards. Recherches zoologiques, etc. (*Ann. sc. natur.*, 3e sér. III. 1845).

(348) J. Müller. Ueb. d. Jungendzustände einiger Seethiere. (*Monats. d. k. Akad. Wiss.* Berlin, 1851.)

(349) Max. Müller. Ueber d. weit. Entwick. von *Mesotrocha sexoculata* (*Müller's Archiv*, 1855).

(350) De Quatrefages. Mémoire s. l'embryogénie des Annélides (*Ann. sc. natur.* 3e sér., X. 1848).

(351) M. Sars. Zur Entwicklung d. Anneliden (*Archiv f. Naturgeschichte*, XI. 1845).

(352) A. Schneider. Ueber Bau u. Entwicklung von *Polygordius* (*Müller's Archiv.* 1868).

(353) A. Schneider. Entwicklung u. system. Stell. d. Bryozoen u. Gephyreen (*Mitraria*) (*Archiv f. mikr. Anat.*, V. 1869).

(354) M. Schultze. *Ueb. die Entwicklung von Arenicola piscatorum u. anderer Kiemenwürmer*. Halle, 1856.

(355) C. Semper. Die Verwandschaftbeziehungen d. gegliederten Thiere. (*Arbeiten d. d. zool.-zoot. Instit.* Würzburg, III. 1876-7.)

(356) C. Semper. Beiträge z. Biologie d. Oligochæten (*Arbeiten a. d. zool.-zoot. Instit.* Würzburg, IV. 1877-8).

(357) M. Stossich. Beiträge zur Entwicklung d. Chætopoden (*Sitz. d. k. k. Akad. Wiss. Wien*, LXXVII. 1878).

(358) R. v. Willemoes-Suhm. Biologische Beobachtungen ü. niedrige Meeresthiere (*Zeit. f. wiss. Zool.*, XXI. 1871).

DISCOPHORES

(359) O Bütschli. Entwicklungsgeschichtliche Beiträge (*Nephelis*). (*Zeit. f. wiss. Zool.*, XXIX. 1877.)

(360) E. Grube. *Untersuchungen üb. d. Entwicklung d. Anneliden*. Königsberg, 1844.

(361) C. K. Hoffmann. Zur Entwicklungsgeschichte d. Clepsineen (*Niederländ. Archiv f. Zool.*, IV. 1877).
(362) R. Leuckart. *Die menschlichen Parasiten* (*Hirudo*), I, p. 686 et seq.
(363) H. Rathke. *Beit. z. Entwicklungsgesch. d. Hirudineen.* Leipzig, 1862.
(364) Ch. Robin. *Mém. sur le développement embryogénique des Hirudinées.* Paris, 1875.
(365) C. O. Whitman. Embryology of *Clepsine* (*Quart. J. of micro. Science*, XVIII. 1878).

[Voy. aussi C. Semper (N° 355) et Kowalevsky (N° 342) pour des observations isolées.]

GÉPHYRIENS

GÉPHYRIENS NUS.

(366) A. Kowalevsky (*Sitz. d. zool. Abth. d. III. Versam. russ. Naturf.* (*Thalassema.*) (*Zeit. f. wiss. Zool.*, XXII, p. 284. 1872).
(367) A. Krohn. Ueb. d. Larve d. *Sipunculus nudus* nebst Bemerkungen, etc. (*Müller's Archiv*, 1857.)
(368) M. Salensky. Ueber die Metamorphose d. *Echiurus* (*Morphologisches Jahrbuch*, II).
(369) E. Selenka. Eifurchung u. Larvenbildung von *Phascolosoma elongatum* (*Zeit. f. wiss. Zool.*, XXV, p. 1. 1875).
(370) J. W. Spengel. Beiträge z. Kenntniss d. Gephyreen (*Bonellia*) (*Mittheil. a. d. zool. Station z. Neapel*, I. 1879).

GÉPHYRIENS TUBICOLES (ACTINOTROQUE).

(371) A. Krohn. Ueb. Pilidium u. Actinotrocha (*Müller's Archiv*, 1858).
(372) A. Kowalevsky. Sur l'anatomie et le développement du *Phoronis;* Pétersbourg, 1867. 2 pl. (En russe); Voy. Leuckart's *Bericht*, 1866-67.
(373) E. Metschnikoff. Ueber d. Metamorphose einiger Seethiere (Actinotrocha). (*Zeit. f. wiss. Zool.*, XXI. 1871.)
(374) J. Müller. Bericht üb. ein. Thierformen d. Nordsee (*Müller's Archiv*, 1846).
(375) An. Schneider. Ueb. d. Metamorphose d. *Actinotrocha branchiata* (*Müller Arch.* 1862).

CHÆTOGNATHES

(376) O. Bütschli. Zur Entwicklungsgeschichte der *Sagitta* (*Zeitschrift. wiss. Zool.* t. XXIII. 1873).
(377) C. Gegenbaur. Ueber die Entwicklung der *Sagitta* (*Abhand. d. naturforschenden Gesellschaft in Halle*, 1857).
(378) A. Kowalevsky. Embryologische Studien an Würmern u. Arthropoden (*Mém. Acad. Pétersbourg*, 7e sér., XVI, n° 12. 1871).

MYZOSTOMES.

(379) L. Graff. *Das Genus Myzostoma.* Leipzig, 1877.
(380) E. Metschnikoff. Zur Entwicklungsgeschichte d. *Myzostomum* (*Zeit. f. wiss. Zool.*, XVI. 1866).
(381) C. Semper. Z. Anat. u. Entwick. d. Gat. *Myzostomum* (*Zeit. f. wiss. Zool.*, IX. 1856),

GASTÉROTRICHES.

(382) H. Ludwig. Ueber die Ordnung Gastrotricha *Metschn.* (*Zeit. f. wiss. Zool.* XXVI. 1876).

NÉMATELMINTHES

(383) O. Bütschli. Entwicklungsgeschichte d. *Cucullanus elegans* (*Zeit. f. wiss. Zool.*, XXVI, 1876).

(384) T. S. Cobbold. *Entozoa*. Londres, Groombridge and Son, 1864.

(385) T. S. Cobbold. *Parasites: A Treatise on the Entozoa of Man and Animals*. Londres, Churchill, 1879.

(386) O. Galeb. Organisation et développement des Oxyuridés, etc. (*Archives de Zool. expér. et génér.*, VII. 1878).

(387) R. Leuckart. *Untersuchungen üb. Trichina spiralis*. 2e édit. Leipzig, 1866.

(388) R. Leuckart. *Die menschlichen Parasiten*, II. 1876.

(389) H. A. Pagenstecher. *Die Trichinen nach Versuchen dargestellt*. Leipzig, 1865.

(390) A. Schneider. *Monographie d. Nematoden*. Berlin, 1866.

(391) A. Villot. Monographie des Dragoneaux (Gordiacés) (*Archives de Zool. expé. et gén.*, III. 1874).

ACANTHOCÉPHALES

(392) R. Greeff. Untersuchungen ü. d. Bau u. Entwicklung des *Echin. miliarius* (*Archiv f. Naturgesch.* 1864).

(393) R. Leuckart. *Die menschlichen Parasiten*. II. p. 801 et seq. 1876.

(394) Ad. Schneider. Ueb. d. Bau d. Acanthocephalen (*Archiv f. Anat. u. Phys.* 1868).

(395) G. R. Wagener. *Beiträge z. Entwicklungsgeschichte d. Eingeweidewürmer*. Haarlem, 1865.

TRACHÉATES

PROTOTRACHÉATES.

(396) H. N. Moseley. On the Structure and Development of *Peripatus capensis*. *Phil. Trans.* CLXIV, 1874.

MYRIAPODES.

(397) G. Newport. On the Organs of Reproduction and Development of the Myriapoda. (*Philosophical Transactions*, 1841.)

(398) E. Metschnikoff. Embryologie der doppeltfüssigen Myriapoden (Chilognatha). (*Zeit. f. wiss. Zool.*, XXIV. 1875).

(399) E. Metschnikoff. Embryologisches über *Geophilus* (*Zeit. f. wiss. Zool.*, XXV 1875).

(400) Anton Stecker. Die Anlage d. Keimblatter bei den Diplopoden (*Archiv f. mik Anatomie*, XIV. 1877.)

INSECTES.

(401) M. Balbiani. Observations s. la reproduction d. Phylloxera du Chêne (*An. Sc. Nat.*, 5e série, XIX. 1874).

(402) E. Bessels. Studien ü. d. Entwicklung d. Sexualdrüsen bei den Lepidoptera (*Zeit. f. wiss. Zool.*, XVII. 1867).

(403) Alex. Brandt. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte d. Libellulid e u. Hemiptera mit besonderer Berücksichtigung d. Embryonalhüllen derselben (*Mém. Acad. Pétersbourg*, 7e série, XIII. 1869).

(404) Alex. Brandt. *Ueber das Ei u. seine Bildungsstätte*. Leipzig, 1878.

(405) O. Bütschli. Zur Entwicklungsgeschichte d. Biene (*Zeit. f. wiss. Zool.*, XX. 1870).

(406) H. Dewitz. Bau u. Entwicklung d. Stachels, etc. (*Zeit. f. wiss. Zool.*, XXV et XXVIII. 1875-1877).

(407) H. Dewitz. Beiträge zur Kenntniss d. Postembryonalentwicklung d. Gliedmassen bei den Insecten (*Zeit. f. wiss. Zool.*, XXX. Supplement. 1878).

(408) A. Dohrn. Notizen zur Kenntniss d. Insectenentwicklung (*Zeit. f. wiss. Zool.* XXVI. 1876).

(409) M. Fabre. L'hypermétamorphose et les mœurs des Méloïdes (*An. Sc. nat.* 4e série, VII. 1857).

(410) Ganin. Beiträge zur Erkenntniss d. Entwicklungsgeschichte d. Insecten (*Zeit. f. wiss. Zool.*, XIX. 1869).

(411) V. Graber. *Die Insecten.* München, 1877.

(412) V. Graber. Vorlauf. Ergeb. üb. vergl. Embryologie d. Insecten (*Archiv f. mikr. Anat.*, XV. 1878).

(413) O. v. Grimm. Ungeschlechtliche Fortpflanzung einer *Chironomus* Art. u. deren Entwicklung aus dem unbefruchteten Ei (*Mém. Acad. Pétersbourg*, 1870).

(414) B. Hatschek. Beiträge zur Entwicklung d. Lepidopteren (*Jenaische Zeitschrift*, XI).

(415) A. Kölliker. Observationes de primâ insectorum genese, etc. (*Ann. Sc. Nat.*, 2e série, XX. 1843).

(416) A. Kowalevsky. Embryologische Studien an Würmern u. Arthropoden (*Mém. Ac. imp. Pétersbourg*, 7e série, XVI. 1871).

(417) C. Kraepelin. Untersuchungen üb. d. Bau, Mechanismus u. d. Entwick. des Stachels d. bienartigen Thiere (*Zeit. f. wiss. Zool.*, XXIII. 1873).

(418) C. Kupffer. Faltenblatt an d. Embryonen d. Gattung *Chironomus* (*Arch f. mikr. Anat.*, II. 1866).

(419) R. Leuckart. *Zur Kenntniss d. Generationswechsels u. d. Parthenogenese b. d. Insecten.* Frankfurt, 1858.

(420) Lubbock. *Origin and Metamorphosis of Insects.* 1874.

(421) Lubbock. *Monograph on Collembola and Thysanura.* Ray Society, 1873.

(422) Melnikow. Beiträge z. Embryonalentwicklung d. Insecten (*Archiv f. Naturgeschichte,* XXXV. 1869).

(423) E. Metschnikoff. Embryologische Studien an Insecten (*Zeit. f. wiss. Zool.*, XVI. 1866).

(424) P. Meyer. Ontogenie und Phylogenie d. Insecten (*Jenaische Zeitschrift*, X. 1876).

(425) Fritz Müller. Beiträge z. Kenntniss d. Termiten (*Jenaische Zeitschrift*, IX. 1875).

(426) A. S. Packard. Embryological Studies on *Diplex*, *Perithemis*, and the Thysanurous genus *Isotoma* (*Mem. Pealody Acad. Science*, I, 2. 1871).

(427) Suckow. Geschlechtsorgane d. Insecten. (*Heusinger's Zeitschrift f. organ. Physik*, II. 1828).

(428) Tichomiroff. Ueber die Entwicklungsgeschichte des Seidenwürms (*Zoologischer Anzeiger*, II. Jahr. n° 20 (Communication provisoire).

(429) Aug. Weismann. Zur Embryologie d. Insecten (*Archiv f. Anat. und Phys.* 1864).

(430) Aug. Weismann. Entwicklung d. Dipteren (*Zeit. f. wiss. Zool.*, XIII et XIV. Leipzig, 1863-4).

(431) Aug. Weismann. Die Metamorphose d. *Corethra plumicornis* (*Zeit. f. wiss. Zool.*, XVI. 1866).

(432) N. Wagner. Beitrag z. Lehre d. Fortpflanzung d. Insectenlarven (*Zeit. f. wiss. Zool.*, XIII. 1860).

(433) Zaddach. *Untersuchungen üb. d. Bau u. d. Entwicklung d. Gliederthiere.* Berlin, 1854.

ARACHNIDES.

Scorpionides.

(434) El. Metschnikoff. Embryologie des Scorpions (*Zeit. f. wiss. Zool.*, XXI. 1870).

(435) H. Rathke. *Reisebemerkungen aus Taurien* (*Scorpio*). Leipzig, 1837.

Pseudoscorpionides.

(436) El. Metschnikoff. Entwicklungsgeschichte d. *Chelifer* (*Zeit. f. wiss. Zool.*, XXI. 1870).

(437) A. Stecker. Entwicklung der Chthonius-Eier im Mutterleibe und die Bildung

des Blastoderms (*Sitzung. königl. böhmisch. Gesellschaft Wissensch.*, 1876, 3 Heft, et *Ann. and Mag. Nat. History*, XVIII. 197, 1876.

Phalangides.

(438) M. Balbiani. Mémoire sur le développement des Phalangides (*Ann. Scien. Nat.*, 5e sér., XVI. 1872).

Aranéides.

(439) M. Balbiani. Mémoire sur le développement des Aranéides (*Ann. Scien. Nat.*, 5e sér., XVII. 1873).

(440) F. M. Balfour. Notes on the development of the Araneina (*Quart. Journ of Micr. Science*, XX. 1880).

(441) J. Barrois. Recherches sur le développement des Araignées (*Journal de l'Anat. et de la Phys.*, 1878).

(442) E. Claparède. *Recherches sur l'évolution des Araignées.* Utrecht, 1862.

(443) Herold. *De generatione Araneorum in Ovo.* Marburg, 1824.

(444) H. Ludwig. Ueber die Bildung des Blastoderms bei den Spinnen (*Zeit. f. wiss. Zool.*, XXVI. 1876).

Acariens.

(445) P. J. van Beneden. Développement de l'*Atax ypsilophora* (*Acad. Bruxelles*, XXIV).

(446) Ed. Claparède. Studien über Acarinen (*Zeit. f. wiss. Zool.*, XVIII. 1868).

CRUSTACÉS.

Ouvrages généraux.

(447) C. Spence Bate. Report on the present state of our knowledge of the Crustacea. (*Report of the British Association for* 1878).

(448) C. Claus. *Untersuchungen zur Erforschung der genealogischen Grundlage des Crustaceen-Systems.* Wien, 1876.

(449) A. Dohrn. Geschichte des Krebsstammes (*Jenaische Zeitschrift*, VI. 1871).

(450) A. Gerstaecker. *Bronn's Thierreich*, V. Arthropoda, 1866.

(451) Th. H. Huxley. *The Anatomy of Invertebrated Animals.* Londres, 1877.

(452) Fritz Müller. *Für Darwin*, 1864. Trad. angl., *Facts for Darwin.* Londres, 1869.

Branchiopodes.

(453) Brauer. Vorläufige Mittheilung über die Entwicklung u. Lebensweise des *Lepidurus* (*Apus*) *productus* (*Sitz. der Ak. d. Wiss. Wien*, LXIX. 1874).

(454) C. Claus. Zur Kenntniss d. Baues u. d. Entwicklung von *Branchipus stagnalis* u. *Apus cancriformis* (*Abh. d. königl. Gesell. der Wiss. Göttingen*, XVIII. 1873).

(455) C. Grobben. Zur Entwicklungsgeschichte d. *Moina rectirostris* (*Arbeit. a. d. zoologisch. Institute Wien*, II. 1879).

(456) E. Grube. Bemerkungen, über die Phyllopoden nebst einer Uebersicht, etc. (*Archiv f. Naturgeschichte*, XIX. 1853).

(457) N. Joly. Histoire d'un petit Crustacé (*Artemia salina*, Leach), etc. (*Annales d. Sciences natur.*, 2e sér., XIII. 1840.)

(458) N. Joly. Recherches zoologiques, anatomiques et physiologiques sur l'*Isaura cyclodoides* (*Estheria*), nouveau genre etc. (*Annales d. Sciences nat.*, 2e sér., XVII. 1842.)

(459) Lereboullet. Observations sur la génération et le développement de la *Limnadia* de Hermann (*Annales d. Sciences natur.*, 5e sér., V. 1866).

(460) F. Leydig. Ueber *Artemia satina* u. *Branchipus stagnalis* (*Zeit. f. wiss. Zool.*, III. 1851).

(461) G. O. Sars. Om en dimorph Udvikling samt Generationsvexel hos *Leptodora* (*Vidensk. Selskab. Forhand*, 1873).

(462) G. Zaddach. *De apodis cancriformis Schaeff. anatome et historia evolutionis. Dissertatio inauguralis zootomica.* Bonnæ, 1841.

Nébaliadés.

(463) C. Claus. Ueber den Bau u. die systematische Stellung von *Nebalia* (*Zeit. f. wiss. Zool.*, XXII. 1872).

(464) E. Metschnikoff. *Development de la Nebalia* (en russe). 1868.

Schizopodes.

(465) E. van Beneden. Recherches sur l'Embryogénie des Crustacés. II. Développement des *Mysis* (*Bullet. de l'Académie roy. de Belgique*, 2e sér., XXVIII. 1869).

(466) C. Claus. Ueber einige Schizopoden u. niedere Malakostraken (*Zeit. f. wiss. Zool.*, XIII. 1863).

(467) A. Dohrn. Untersuchungen üb. Bau u. Entwicklung d. Arthropoden (*Zeit. f. wiss. Zool.*, XXI. p. 375, 1871). (zoë de *Peneus*, larve d'*Euphausia*).

(468) E. Metschnikoff. Ueber ein Larvenstadium von *Euphausia* (*Zeit. für wiss. Zool.*, XIX. 1869).

(469) E. Metschnikoff. Ueber den Naupliuszustand von *Euphausia* (*Zeit. f. wiss. Zool.*, XXI. 1871).

Décapodes.

(470) Spence Bate. On the development of Decapod Crustacea (*Phil. Trans.* 1858).

(471) Spence Bate. On the development of *Pagurus* (*Ann. and Mag. Nat. History*, 4e sér., II. 1868).

(472) N. Bobretzky. *Development de l'Astacus et du Palæmon.* Kiew, 1873. (En russe.)

(473) C. Claus. Zur Kenntniss d. Malakostrakenlarven. (*Würzb. naturw. Zeitschrift*, 1861).

(474) R. Q. Couch. On the Metamorphosis of the Decapod Crustaceans. (*Report Cornwall Polyt. Society*, 1848).

(475) Du Cane. On the Metamorphosis of Crustacea (*Ann. and Mag. of Nat. History*, 1839).

(476) Walter Faxon. On the development of *Palæmonetes vulgaris* (*Bull. of the Mus. of Comp. Anat. Harvard, Cambridge, Mass.*, V. 1879).

(477) A. Dohrn. Untersuchungen üb. Bau u. Entwicklung d. Arthropoden. Zur Entwicklungsgeschichte der Panzerkrebse, *Scyllarus Palinurus* (*Zeit. f. wiss. Zool.*, XIX. 1870).

(478) A. Dohrn. Untersuchungen üb. Bau u. Entwicklung d. Arthropoden. Erster Beitrag z. Kenntniss d. Malacostraken u. ihrer Larven *Amphion Reynaudi*, *Lophogaster*, *Portunus*, *Porcellanus*, *Elaphocaris* (*Zeit. f. wiss. Zool.*, XX. 1870).

(479) A. Dohrn. Untersuchungen üb. Bau u. Entwicklung d. Arthropoden. Zweiter Beitrag, etc. (*Zeit. f. wiss. Zool.*, XXI. 1871).

(480) N. Joly. Sur la *Caridina Desmarestii* (*Ann. Scien. Nat.*, 2e sér. XIX. 1843).

(481) Lereboullet. Recherches d'embryologie comparée sur le développement du Brochet, de la Perche et de l'Écrevisse (*Mém. Savants Étrang. Paris*, XVII. 1862).

(482) P. Mayer. Zur Entwicklungsgeschicht d. Dekapoden (*Jenaische Zeitschrift*, XI. 1877).

(483) Fritz Müller. Die Verwandlung der *Porcellana* (*Archiv f. Naturgeschichte.* 1862).

(484) Fritz Müller. Die Verwandlungen d. Garneelen (*Archiv f. Naturgeschichte.* XXIX).

(485) Fritz Müller. Ueber die Naupliusbrut d. Garneelen (*Zeit. f. wiss. Zool.*, XXX. 1878).

(486) T. J. Parker. An account of Reichenbach's researches on the early development of the Fresh-water Crayfish (*Quart. J. of Micr. Science*, XVIII. 1878).

(487) H. Rathke. *Ueber die Bildung u. Entwicklung d. Flusskrebses.* Leipzig, 1829.

(488) H. Reichenbach. Die Embryoanlage u. erste Entwicklung d. Flusskrebses (*Zeit. f. wiss. Zool.*, XXIX, 1877).

(489) F. Richters. Ein Beitrag zur Entwicklungsgeschichte d. Loricaten (*Zeit. f. wiss. Zool.*, XXIII. 1873).

(490) G. O. Sars. Om Hummers postembryonale Udvikling. (*Vidensk. Selsk. Forh.* Christiania, 1874).

(491) Sidney J. Smith. The early stages of the American Lobster (*Trans. of the Connecticut Acad. of Arts and Sciences*, II, part. 2. 1873).

(492) R. v. Willemoes Suhm. Preliminary note on the development of some pelagic Decapoda (*Proc. of Royal Society*, 1876).

Stomatopodes.

(493) W. K. Brooks. On the larval stages of *Squilla empusa* (*Chesapeake Zoological Laboratory, Scientific results of the Session of* 1878. Baltimore, 1879).

(494) C. Claus. Die Metamorphose der Squilliden (*Abhand. der königl. Gesell. der Wiss. zu Göttingen*, 1871).

(495) Fr. Müller. Bruchstück a. der Entwicklungsgeschichte d. Maulfüsser I und II (*Archiv f. Naturgeschichte*, XXVIII. 1862, and XXIX. 1863).

Cumacés.

(496) A. Dohrn. Ueber den Bau u. Entwicklung d. Cumaceen (*Jenaische Zeilschrift.*, V. 1870).

Isopodes.

(497) E. van Beneden. Recherches sur l'Embryogénie des Crustacés. I. *Asellus aquaticus* (*Bull. de l'Acad. roy. de Belgique*, 2e sér., XXVIII, n° 7. 1869).

(498) N. Bobretzky. Zur Embryologie des *Oniscus murarius* (*Zeit. f. wiss. Zool.*. XXIV. 1874).

(499) J. F. Bullar. On the development of the parasitic Isopoda (*Phil. Trans.*, part. II. 1878).

(500) A. Dohrn. Die embryonale Entwicklung des *Asellus aquaticus* (*Zeit. f. wiss. Zool.*, XVII. 1867).

(501) H. Rathke *Untersuchungen über die Bildung und Entwicklung der Wasser-Assel.* Leipzig, 1832.

(502) H. Rathke. *Zur Morphologie. Reisebemerkungen aus Taurien.* Riga u. Leipzig, 1837. (*Bopyrus, Idothea, Ligia, Ianira.*)

Amphipodes.

(503) Ed. van Beneden et E. Bessels. Mémoire sur la formation du blastoderme chez les Amphipodes, les Lernéens et les Copépodes (*Classe des Sciences de l'Acad. roy. de Belgique*, XXXIV. 1868).

(504) De la Valette Saint-George. Studien über die Entwicklung der Amphipoden (*Abhand. d. naturfor. Gesell. zu Halle*, V. 1860).

Copépodes.

(505) E. van Beneden et E. Bessels. Mémoire sur la formation du blastoderme chez les Amphipodes, les Lernéens et les Copépodes (*Classe des Sciences de l'Acad. roy. de Belgique*, XXXIV, 1868).

(506) E. van Beneden. Recherches sur l'Embryogénie des Crustacés IV. *Anchorella, Lernæopoda, Branchiella, Hessia* (*Bull. de l'Acad. roy. de Belgique*, 2e sér., XXIX. 1870).

(507) C. Claus. *Zur Anatomie u. Entwicklungsgeschichte d. Copepoden.*

(508) C. Claus. Untersuchungen über die Organisation u. Verwandschaft d. Copepoden. (*Würzburger naturwiss. Zeitschrift*, III. 1862).

(509) C. Claus. Ueber den Bau u. d. Entwicklung von *Achtheres percarum* (*Zeit. f. wiss. Zool.*, XI. 1862).

(510) C. Claus. *Die freilebenden Copepoden mit besonderer Berücksichtigung der Fauna Deutschlands, der Nordsee u. des Mittelmeeres.* Leipzig, 1863.
(511) C. Claus. Ueber d. Entwicklung, Organisation u. systematische Stellung d. Argulidæ (*Zeit. f. wiss. Zool.*, XXV. 1875).
(512) P. P. C. Hoeck. Zur Entwicklungsgeschichte d. Entomostracen (*Niederländisches Archiv*, IV. 1877).
(513) Nordmann. *Mikrographische Beiträge zur Naturgeschichte der wirbellosen Thiere.* 2e sér., 1832.
(514) Salensky. *Sphæronella Leuckartii* (*Archiv f. Naturgeschichte*, 1868).
(515) F. Vejdovsky. Untersuchungen üb. d. Anat. u. Metamorph. v. *Tracheliastes polycolpus* (*Zeit. f. wiss. Zool.*, XXIX. 1877).

Cirripèdes.

(516) C. Spence Bate. On the development of the Cirripedia (*Annals and Mag. of Natur. History.* 2e sér., VIII. 1851).
(517) E. van Beneden. Développement des Sacculines (*Bull. de l'Acad. roy. de Belg.* 1870).
(518) C. Claus. *Die Cypris-ähnliche Larve der Cirripedien.* Marburg, 1869.
(519) C. Darwin. *A monograph of the sub-class Cirripedia* (Ray Society, 1851-4).
(520) A. Dohrn. Untersuchungen über Bau u. Entwicklung d. Arthropoden. IX. Ein neue Naupliusform (*Archizoëa gigas*) (*Zeit. f. wiss. Zool.*, XX. 1870).
(521) P. P. C. Hoek. Zur Entwicklungsgeschichte der Entomostraken. I. Embryologie von *Balanus* (*Niederländisches Archiv für Zoologie*, III. 1876-7).
(522) R. Kossmann. Suctoria u. Lepadidæ (*Arbeiten a. d. zool.-zool. Institute d. Univer. Würzb.*, I. 1873).
(523) Aug. Krohn. Beobachtungen über die Entwicklung der Cirripedien. (*Wiegmann's Archiv für Naturgesch.*, XXVI. 1860).
(524) E. Metschnikoff (*Sitzungsberichte d. Versammlung deutscher Naturforscher zu Hannover*, 1865 (*Balanus balanoïdes*).
(525) Fritz Müller. Die Rhizocephalen (*Archiv f. Naturgeschichte*, 1862-3).
(526) F. C. Noll. *Kochlorine hamata*, ein bohrendes Cirriped (*Zeit. f. wiss. Zool.*, XXV. 1875).
(527) A. Pagenstecher. Beiträge zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte von *Lepas pectinata* (*Zeit. f. wiss. Zool.*, XIII. 1863).
(528) J. V. Thompson (*Zoological Researches and Illustrations* I, part. I. Memoir IV. On the Cirripedes or Barnacles. Cork, 1830).
(529) J. V. Thompson. Discovery of the Metamorphosis in the second type of the Cirripedes, viz. the Lepades completing the natural history of these singular animals, and confirming their affinity with the Crustacea (*Phil. Trans.*, part. XI. 1835).
(530) R. von Willemoes Suhm. On the development of *Lepas fascicularis* (*Phil. Trans.*, CLXVI. 1876).

Ostracodes.

(531) C. Claus. Zur näheren Kenntiss der Jugendformen von *Cypris ovum* (*Zeit. f. wiss. Zool.*, XV. 1865).
(532) C. Claus. Beiträge zur Kenntniss d. Ostracoden. Entwicklungsgeschichte von *Cypris ovum* (*Schriften d. Gesell. zur Beförderung d. gesamm. Naturwiss. zu Marburg*, IX. 1868).

PŒCILOPODES

(533) A. Dohrn. Untersuch. üb. Bau u. Entwick. d. Arthropoden (*Limulus polyphemus*) (*Jenaische Zeitschrift*, VI. 1871).
(534) A. S. Packard. The development of *Limulus polyphemus* (*Mem. Boston Soc. Nat. History*, II. 1872).

PYCNOGONIDES

(535) G. Cavanna. Studie e ricerche sui Picnogonidi. (*Pubblicazioni del R. Instituto di Studi superiori in Firenze*, 1877.)

(536) An. Dohrn. Ueber Entwicklung u. Bau d. Pycnogoniden (*Jenaische Zeitschrift*, V. 1870) et Neue Untersuchungen üb. Pycnogoniden (*Mittheil. a. d. zoologischen Station zu Neapel*, I. 1878).

(537) G. Hodge. Observations on a species of *Pycnogon*, etc. (*Annal. and Mag. of Nat. Hist.*, IX. 1862).

(538) C. Semper. Ueber Pycnogoniden u. ihre in Hydroiden schmarotzenden Larvenformen (*Arbeiten a. d. zool.-zoot. Instit. Würzburg*, I. 1874).

PENTASTOMIDES

(539) P. J. van Beneden. Recherches s. l'organisation et le développement d. Linguatules (*Ann. d. Scien. nat.*, 3e sér. XI).

(540) R. Leuckart. *Bau u. Entwitklungsgeschichte d. Pentastomen.* Leipzig et Heidelberg. 1860.

TARDIGRADES

(541) J. Kaufmann. Ueber die Entwicklung u. systematische Stellung d. Tardigraden (*Zeit. f. wiss. Zool.*, III. 1851).

ÉCHINODERMES

(542) Alex. Agassiz. *Revision of the Echini.* Cambridge, U. S. 1872-74.

(543) Alex. Agassiz. North American Starfishes (*Memoirs of the Museum of Comparative Anatomy and Zoology at Harvard College*, V, n° 1. 1877) (originellement publié en 1864).

(544) J. Barrois. Embryogénie de l'*Asteriscus verruculatus* (*Journal de l'Anat. et de la Phys.* 1879).

(545) A. Baur. Beiträge zur Naturgeschichte d. *Synapta digitata.* (*Nova act. acad. L. C. nat. cur.*, XXXI, 1864).

(546) H. G. Bronn. *Klassen u. Ordnungen etc. Strahlenthiere*, II. 1860.

(547) W. B. Carpenter. Researches on the structure, physiology and development of *Antedon* (*Phil. Trans.*, CLVI. 1866, et *Proceedings of the Roy. Soc.*, n° 166, 1876).

(548) P. H. Carpenter. On the oral et apical systems of the Echinoderms (*Quart. J. of Micr. Science*, XVIII, XIX. 1878-9 .

(549) A. Götte. Vergleichende Entwicklungsgeschichte d. *Comatula mediterranea* (*Arch. für mikr. Anat.*, XII. 1876).

(550) R. Greeff. Ueber die Entwicklung des *Asteracanthion rubens* vom Ei bis zur Bipinnaria u. Brachiolaria (*Schriften d. Gesellschaft zur Beförderung d. gesammten Naturwissenschaften zu Marburg*, XII. 1876).

(551) R. Greeff. Ueber den Bau u. die Entwicklung d. Echinodermen (*Sitz. d. Gesell. z. Beförderung d. gesam. Naturwiss. zu Marburg*, n° 4. 1879).

(552) T. H. Huxley. Report upon the researches of Müller into the anat. and devel. of the Echinoderms (*Ann. and Mag. of Nat. Hist.*, 2e sér., VIII. 1851).

(553) Koren and Danielssen. Observations sur la *Bipinnaria asterigera* (*Ann. Scien. Nat.*, 3e sér., VII. 1847).

(554) Koren and Danielssen. Observations on the development of the Starfishes (*Ann. and Mag. of Nat. Hist.*, XX. 1857).

(555) A. Kowalevsky. Entwicklungsgeschichte d. Holothurien (*Mém. Ac. Pétersbourg*, 7e sér., XI, n° 6).

(556) A. Krohn. Beobacht. a. d. Entwickl. d. Holothurien u. Seeigel (*Müller's Archiv*, 1851).
(557) A. Krohn. Ueb. d. Entwick. d. Seesterne u. Holothurien (*Müller's Archiv*, 1853).
(558) A. Krohn. Beobacht. üb. Echinodermenlarven (*Müller's Archiv*, 1854).
(559) H. Ludwig. Ueb. d. primar. Steinkanal d. Crinoideen. nebst vergl. anat. Bemerk. üb. d. Echinodermen (*Zeit. f. wiss. Zool.*, XXXIV. 1880).
(560) E. Metschnikoff. Studien üb. d. Entwick. d. Echinodermen u. Nemertinen (*Mém. Ac. Pétersbourg*, 7e sér., XIV, n° 8. 1869).
(561) Joh. Müller. Ueb. d. Larven u. d. Metamorphose d. Echinodermen (*Abhandlungen d. Berlin. Akad.* (cinq mémoires), 1848, 49, 50, 52 (deux mémoires).
(562) Joh. Müller. Allgemeiner Plan d. Entwicklung d. Echinodermen (*Abhandl. d. Berlin. Akad.*, 1853).
(563) E. Selenka Zur Entwicklung d. Holothurien (*Zeit. f. wiss. Zool.*, XXVII. 1876).
(564) E. Selenka. Keimblätter u. Organanlage bei Echiniden (*Zeit. f. wiss. Zool.*, XXXIII. 1879).
(565) Sir Wyville Thomson. On the Embryology of the Echinodermata (*Natural History Review*, 1864).
(566) Sir Wyville Thomson. On the Embryogeny of *Antedon rosaceus* (*Phil. Trans.* 1865).

ENTÉROPNEUSTES

(567) A. Agassiz. Tornaria (*Ann. Lyceum Nat. Hist.* VIII. New York, 1866).
(568) A. Agassiz. The History of *Balanoglossus* and *Tornaria* (*Mem. Amer. Acad. of Arts and Scien.*, IX. 1873).
(569) A Götte. Entwicklungsgeschichte d. *Comatula Mediterranea* (*Archiv für mikr. Anat.* XII, p. 641. 1876).
(570) E. Metschnikoff. Untersuchungen üb. d. Metamorphose, etc. (*Tornaria.*) (*Zeit. für wiss Zool.*, XX. 1870).
(571) J. Müller. Ueb. d. Larven u. Metamor. d. Echinodermen (*Berlin Akad.*, 1849 et 1850).
(572) J. W. Spengel. Bau u. Entwicklung von *Balanoglossus* (*Tagebl. d. Naturf. Vers. München*, 1877).

FIN DU TOME PREMIER

6233-82. — Corbeil. Typ. et Stér. Crété.